

Etudes et Thèses

The graphic design features a series of overlapping, wavy lines in various shades of red and white. These lines originate from the left side of the cover and curve upwards and to the right, creating a sense of movement and depth. The background is a solid, vibrant red.

DYNAMIQUE DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE EN FORÊT DENSE DE CÔTE D'IVOIRE

Daniel Yves ALEXANDRE

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Daniel Yves ALEXANDRE

**DYNAMIQUE
DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE
EN FORÊT DENSE DE CÔTE D'IVOIRE**

STRATÉGIES ÉCOLOGIQUES
DES ARBRES DE LA VOÛTE
ET POTENTIELS FLORISTIQUES

Editions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection **ÉTUDES et THÈSES**

PARIS 1989

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

à mes parents

à ma compagne Aleïda

à mon ami Dominique Duviard

RESUME

Sur la base d'observations effectuées en Côte-d'Ivoire, nous abordons ici la régénération naturelle de la forêt au sens large de dynamique cicatricielle ou de reconstitution après destruction partielle, anthropique ou non. Vu la complexité du milieu et des mécanismes, une modélisation ou simplification a été nécessaire. Nous nous sommes limité aux espèces que nous avons qualifiées de structurales, c'est-à-dire aux arbres qui dominent physionomiquement et écologiquement les formations auxquelles ils appartiennent. Ceci exclut notamment les lianes et les espèces véritablement sciaphiles.

Dans la lignée de la tradition forestière et conformément aux idées de MANGENOT et de VAN STEENIS, nous distinguons trois groupes stratégiques d'arbres illustrés chacun par un exemple. Le groupe des "forestières sciaphiles" est illustré par *Turraeanthus africana*, celui des "géantes anémochores" par *Khaya ivorensis* et celui des "pionnières" par *Trema guineensis*. La comparaison des caractères vitaux de ces trois espèces avec ceux de dix autres espèces montre le caractère "naturel" de ces groupes, leur validité quant à l'étude de la régénération naturelle. Les caractères les plus marquants de ces groupes se rapportent à l'écophysiologie des graines qui présentent une dormance secondaire chez les pionnières et n'en présentent pas chez les deux autres groupes. Les graines des géantes anémochores se distinguent par leur aptitude à supporter la déshydratation, alors que celles des "forestières" y sont, au contraire, très sensibles.

Au Chapitre II, nous introduisons une simplification supplémentaire en privilégiant une vision de la dynamique forestière marquée par la phase d'ouverture et le rôle de la "composition floristique initiale". Ceci est justifié par le fait que nous ne considérons que des arbres plus ou moins héliophiles et que nous considérons uniquement des ouvertures qui n'affectent pas les qualités physico-chimiques du sol (au contraire de leurs qualités biologiques).

Cette simplification permet de tirer parti d'une notion classique que nous remettons à l'honneur : celle de "potentiel floristique". Elle permet d'intégrer, dans le schéma explicatif de la régénération naturelle, les conditions stationnelles et historiques. En accord avec d'autres auteurs anciens ou actuels, nous distinguons trois formes principales de potentiel : le potentiel végétatif, le potentiel séminal édaphique et le potentiel extérieur ou advectif. Ces trois formes de potentiel s'expriment quand elles en trouvent la possibi-

lité (existence + survie + stimulation), selon l'ordre de priorité du premier arrivé, c'est-à-dire : potentiel végétatif puis potentiel séminal édaphique puis potentiel advectif. Leur résistance au choc de l'ouverture croît dans le même ordre. On met enfin et surtout en évidence une concordance entre forme de potentiel et stratégie.

Cet ensemble de considérations permet de montrer qu'en fonction de l'intensité des perturbations, de leurs répétitions, la régénération naturelle conduit à des formations dominées par des plantes issues d'un potentiel floristique ou d'un autre, écologiquement bien différents. On aboutit à des changements floristiques et dynamiques profonds.

Nous donnons quelques exemples d'évolution de la végétation interprétés selon notre modèle : trouée - persistance - stimulation - expression, le premier à l'échelle de la trouée de chablis, le deuxième à l'échelle du champ sur brûlis, le troisième à l'échelle du paysage.

Le modèle permet de montrer qu'il est possible d'orienter la régénération naturelle pour favoriser le développement de formations dominées par des espèces de tel ou tel groupe stratégique. Dans la majorité des cas, il importe surtout d'éviter le développement explosif et quasi irréversible des espèces les plus envahissantes.

La lenteur des processus d'évolution vers un hypothétique climax est telle qu'il importe de garder la plus extrême prudence quant à l'aménagement des formations plus ou moins primaires encore existantes et dont le "potentiel" biologique est inestimable.

SUMMARY

Ecological cycle of three canopy forming species are described from Ivory Coast. They exemplify three different strategies or groups which encompass most of the largest trees. These are the pioneer or belukar strategy of which *Trema guineensis* is the type, the large wind-born group with *Khaya ivorensis* as an example and shade forest species group with *Turraeanthus africana*.

The seed ecophysiology is what distinguish those groups at first step. Seeds of *Trema* exhibit a photoblastic dormancy and are very long lived. Seeds of *Khaya* can endure high evaporative conditions and the dry seed stay alive for a rather long time, meanwhile *Turraeanthus* seed is very rapidly destroyed by dessiccation and cannot stay alive without ongoing germination. All the other traits of these species are linked with seed type, mainly : dispersal, growth rate, longevity, height, etc.

All this canopy species highly benefit from high light level and need gaps to reach maturity. That is why gaps are so important for their succes, and their reproduction can be described as triggered by the cover opening.

Past story and surrounding vegetation determine available species for regeneration. This floristical potential can be divided into three main class : vegetative potential, seed bank, and dispersal potential. As a rule of thumb, they exhibit the same order of priority in their expression. Each potential has to exist, resist and be stimulated to get in the run till the opening space is saturated back. Identity between strategies and potentials, to say shade species and vegetative potential, pionneer and seed bank, large wind-born species and dispersal potential is demonstrated and used to predict natural regeneration after different degrees of perturbations.

Some examples of application are given and some stumbling points are discussed.

GLOSSAIRE

Anémochore : Espèce dont les diaspores (fruits ou graines) possèdent des adaptations morphologiques pour la dispersion par le vent. On distingue 3 types ou classes d'anémochores :

- type planeur lourd à aile ou ptérochore
- type planeur léger à aigrette ou pogonochore
- type poussière.

Autochore : Espèce qui disperse ses graines ; la déhiscence brutale des fruits est, dans le cas des arbres de Côte-d'Ivoire, le mode d'autochorie le plus fréquent.

Brin : Tige ou individu de faible taille ou de faible diamètre, en parlant des arbres.

Climax : Stade théorique ultime de l'évolution d'une communauté végétale livrée à elle-même. La présence de perturbations naturelles, variables en fréquence, étendue et intensité, induit des rajeunissements et des évolutions différentes de point en point. De ce fait, le climax est la somme des étapes de ces diverses successions (OLIVER, 1981). Il tire de cette complexité une partie de sa diversité floristique (CONNELL, 1978) et ne peut être considéré qu'à une échelle très grande.

Composition floristique initiale : Ensemble floristique présent dans les premiers temps de la succession mais dont le développement se fait par étapes successives. L'importance de la Composition Floristique Initiale est soulignée par EGLER (1954) qui l'oppose à celle des relais floristiques, c'est-à-dire des arrivées étalées et immédiatement suivies de développement.

Ecésis : Installation réussie d'un organisme dans un nouvel environnement (du grec oikesis, même racine que écologie).

Equienne : Formé d'individus contemporains. L'idée de contemporanéité des peuplements cicatriciels est largement admise actuellement.

Héliophile : "qui aime le soleil".

Pionnière : Espèce qui initie la succession. Terme utilisé ici pour les arbres qui occupent en premier les sols récemment dénudés (pionnières de succession secondaire). Grâce à leur dormance, les pionnières ne germent que dans les trouées. La plupart ont une vie brève, une faible stature et une croissance très rapide. On pourrait les appeler "foraminicole" sur la racine latine, ou "trématique" sur la racine grecque.

Potentiel floristique : Ensemble des espèces qui sont capables de s'installer sur un site à un moment donné.

Potentiel floristique extérieur ou advectif : Espèces (en fruit) situées à portée de dispersion, éventuellement dans une végétation différente, d'où le terme d'advectif, c'est-à-dire capable de modifier.

Potentiel floristique séminal édaphique : Il est constitué par les graines dormantes dans le sol = "seed bank".

Potentiel floristique végétatif : Espèces qui existent déjà sur place, à l'état végétatif, à un moment donné. On peut distinguer plusieurs sous-ensembles, notamment, à l'instar de NOBLE et SLATYER (1980) celui des plantes matures, ou celui des petits plants d'espèces sciaphiles en attente dans le sous-bois que nous avons appelé "néophytion" (ALEXANDRE, 1977c), le "seedling bank" des Anglo-Saxons, ou encore celui des plantes déjà grandes mais suffisamment jeunes pour rejeter, drageonner, etc. (ALEXANDRE, 1981).

Sciaphile : "Qui aime l'ombre" par opposition à héliophile. En fait, tous les arbres de la voûte forestière sont plus ou moins strictement héliophiles, du moins au stade adulte.

Succession végétale : Séquence chronologique ordonnée de l'évolution d'une communauté végétale à partir d'un état peu évolué vers un état plus évolué dont le stade final serait le climax. La composition floristique n'est qu'un des paramètres à considérer.

Zoochore : Espèce adaptée à la dispersion par les animaux.

AVANT-PROPOS

Si le monde vivant est complexe, le milieu forestier tropical peu ou pas transformé l'est à l'extrême (RICHARDS, 1973b); c'est un monde où sous une apparente monotonie, l'exception prend plus d'importance que la règle, où l'interaction des facteurs est plus déterminante que les facteurs eux-mêmes. Face à ce monde, stressant pour un jeune chercheur, nous nous sommes souvent laissé guider par le hasard des observations de terrain dans une démarche que LEGAY (1986) qualifierait d'"indisciplinaire" et nous avons surtout beaucoup profité de toutes les collaborations que pouvait offrir le Centre d'Adiopodoumé où nous avons travaillé pendant 7 ans.

Nous sommes particulièrement redevable à Dominique DUVIARD qui fut pour nous plus qu'un collègue de grande valeur. Botaniste avant de se spécialiser dans l'écologie des insectes, il nous a permis de découvrir, avec les idées de JANZEN, une première problématique pour nos travaux. Mais bien plus, c'est à son contact que nous avons appris à mesurer la relativité de la perception de la complexité et l'intérêt qu'il a porté à nos travaux (DUVIARD, 1979) nous a été un puissant stimulant.

Outre celui de Dominique DUVIARD, nous aimerions ici mentionner les noms des autres collègues avec qui nous avons eu des échanges enrichissants, en particulier les botanistes C. HUTTEL, F. BERNHARD-REVERSAT, F.KAHN, C. DE NAMUR, A.P. VOOREN, A. DE ROUW, E. NIERSTRASZ et notre ami H.G. TEHE qui nous a fait bénéficier de sa profonde connaissance de la forêt. Egalement l'entomologiste G. COUTURIER, les nématologistes G. REVERSAT et P. CADET, le rodentologue H. DOSSO. Nous les remercions tous ici, ainsi que ceux avec qui nous avons pu, en Guyane, poursuivre nos réflexions dans le cadre du Programme Ecérex : M.-F. PREVOST, J.-P. LESCURE qui a lancé à Ecérex les programmes que nous avons ensuite repris, R. BOULET qui les a en partie inspirés, ainsi que le Professeur H. PUIG toujours coopératif et qui nous fait l'honneur de participer à notre jury.

Nous voulons aussi remercier ceux qui nous ont permis de constituer une petite équipe de recherche dans un éphémère laboratoire d'écologie : M. LEROUX, J.-F. LACOSTE, T. DESJARDINS, A. LECLERC, B. BARTHES et C. LE BERRE.

Au Professeur G. LEMEE qui a toujours suivi nos travaux et nous a fait bénéficier de ses conseils, au Professeur H. PUIG, pour sa collaboration et

son amitié, je renouvelle mes remerciements.

J'adresse au Professeur Nicole VARTANIAN toute ma gratitude pour sa longue amitié, sa confiance et son chaleureux soutien.

Au Professeur R.A.A. OLDEMAN dont j'ai découvert tardivement les travaux que je découvre encore à chaque lecture, j'adresse mes remerciements.

Je remercie le Professeur B. SAUGIER de m'avoir accueilli dans son laboratoire et de la confiance qu'il m'a témoignée dès mon retour d'Afrique.

J'adresse à Monsieur G. AUSSENAC mes remerciements sincères pour son aimable contribution à l'achèvement de ce travail.

Je remercie également J. ESCARRE, J-L. GUILLAUMET, F. HALLÉ, A. HLADIK, J. LEPART et B. RIERA pour leur travail de lecture et les remarques constructives qu'ils m'ont apportées.

Enfin à Aleïda, qui fut tour à tour manoeuvre, secrétaire, dessinateur, technicienne, documentaliste... et épouse, j'adresse l'expression de ma profonde gratitude.

*"Sur les berges, s'élevait la dense
végétation de l'équateur, les arbres
énormes aux retombées chevelues, des
lianes gigantesques qui semblaient jaillir
des branches ; courant sur le sol, un
enchevêtrement de plantes aiguës
comme des poignards.*

*Dans cette brousse hostile, un sen-
tier étroit avait été taillé à coup de sabre
; cela n'empêchait pas la nature de
repandre l'offensive et de regagner en
hâte l'espace qu'on lui avait dérobé".*

L. CHARTERIS, *le Saint en Afrique*, 1963

INTRODUCTION

1. LE CADRE SCIENTIFIQUE DE L'ÉTUDE

On ne peut aborder l'étude des mécanismes qui contrôlent les divers aspects d'une biocénose, espérer en comprendre le déterminisme, si l'on n'en connaît pas suffisamment les composantes.

La forêt de Côte-d'Ivoire offre à ce point de vue, par rapport à la grande majorité des formations tropicales analogues, l'énorme avantage d'avoir été bien étudiée. Après CHEVALIER qui dès le début du siècle s'interroge sur la notion de forêt vierge et de forêt secondaire, MANGENOT et AUBREVILLE se sont penchés non seulement sur la flore mais aussi sur la dynamique de la végétation. Le nom de MANGENOT reste attaché à la notion d'espèce cicatricielle et celui d'AUBREVILLE à la notion de "mosaïque". Ces trois auteurs avaient le souci du développement et il est bien malheureux que leurs idées, qui semblent toujours d'actualité (ALEXANDRE 1979), n'aient pas été mises à profit plus tôt.

On doit de plus à AUBREVILLE une magnifique et précieuse "flore fo-

restière", plusieurs fois mise à jour et qui est, en partie, complétée par l'ouvrage de DE LA MENSBRUGE (1966) pour les plantules.

EMBERGER, MANGENOT et MIEGE (1950a et b) ont décrit des unités phytosociologiques en forêt, non sans éveiller une polémique dans laquelle nous n'entrerons pas. Ces travaux ont été repris par GUILLAUMET (1967) pour le sud-ouest de la Côte-d'Ivoire et GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1971) pour l'ensemble du pays.

Enfin KAHN (1982) a récemment publié une étude sur la dynamique structurale de la végétation après coupe et brûlis agricoles.

2. NOTRE ÉTUDE

En Côte-d'Ivoire, deux programmes nous ont été successivement confiés. Tout d'abord ce fut l'étude de la "régénération naturelle" d'une essence précieuse, l'Avodiré (*Turraeanthus africana*), en forêt du Banco (ALEXANDRE 1977b). Ce travail s'inscrivait dans le cadre du programme PBI (Programme Biologique International) mené par Ch. HUTTEL et F. BERNHARD, sous la direction du Professeur LEMEE. La synthèse de leurs travaux a été publiée dans "La Terre et la Vie" (LEMEE, HUTTEL, BERNHARD-REVERSAT, 1975).

Ce fut ensuite, avec le développement du projet MAB (Man and Biosphere) à Taï, et sous la direction de J.-L. GUILLAUMET, l'étude de l'impact de l'exploitation forestière sur l'évolution de la forêt (Unesco, 1984). Il s'agissait toujours d'une étude de "régénération naturelle" mais cette fois d'une étude synécologique où le facteur humain était pris en compte, ce qui correspondait à l'évolution des concepts écologiques de l'époque et à la succession du MAB au PBI. Ce dernier se tournait en effet surtout vers ces milieux qu'on appelait, à l'époque, "naturels" et qu'on désignerait plutôt actuellement comme "peu anthropisés".

Déjà l'étude des chablis où se joue la réussite ou l'échec de la régénération naturelle de *Turraeanthus* nous avait conduit à nous intéresser à la biologie de *Trema guineensis*, espèce surtout fréquente dans les brousses anthropiques (ALEXANDRE 1978b), et de là, à émettre quelques hypothèses quant à la dynamique de la végétation tant forestière que post-culturelle, notamment celle de l'installation précoce et quasi simultanée des espèces cicatricielles et de leur dominance ultérieure successive dans l'ordre de leur longévité, de leur taille ou de leur tolérance à l'ombrage. L'idée de contemporanéité, apparue avec la notion de "composition floristique initiale" selon EGLER (1954) (cf Chapitre II), est largement admise actuellement. Elle se

retrouve notamment dans les travaux de HARTSHORN (1980), GOMEZ-POMPA et VAZQUEZ-YANES (1981), OLIVER (1981), UHL et coll. (1981, 1982b), FINEGAN (1984) et débouche sur la notion d'"éco-unités" (OLDEMAN (1983) ou sous-ensembles équiennes initiés par les différentes perturbations, dont la somme constitue le peuplement. Nous avons également insisté sur l'idée de l'antagonisme entre groupes dominants particulièrement net dans le cas des ligneuses et des graminées (ALEXANDRE 1977a, ALEXANDRE *et al.* 1978).

L'étude de la régénération naturelle en forêt de Taï nous a permis de conduire des observations phénoménologiques diverses : rôle disperseur des animaux (ALEXANDRE 1978a, 1980b, 1982a), phénologie de la fructification (ALEXANDRE 1980a), pénétration de la lumière (ALEXANDRE 1981b, 1982b, 1982d, 1982f), dynamique des petits plants en sous-bois et dans les trouées (ALEXANDRE 1982e, NIERSTRASZ et ALEXANDRE 1982).

Ces diverses études nous ont conduit à développer un modèle en confrontant les caractères adaptatifs des espèces avec les facteurs d'environnement (ALEXANDRE 1977a, 1979, 1981a, 1982c). C'est ce modèle que nous reprenons ici avec un recul de près de dix années et l'expérience acquise en Guyane où nous avons pu le mettre à profit dans la recherche appliquée au développement agricole (ALEXANDRE 1984, ALEXANDRE et CREMERS 1985, ALEXANDRE 1986) et sylvicole (LACOSTE et ALEXANDRE 1988).

3. RÉGÉNÉRATION NATURELLE ? : QUELQUES DÉFINITIONS

Le domaine de la régénération naturelle est l'un de ceux où il importe de discuter de l'emploi des mots, de leur acception, si l'on ne veut pas alimenter de vaines discussions.

Dans le sens des forestiers, la "régénération naturelle" est une technique qui fait appel à l'ensemencement spontané : elle s'oppose aux techniques d'enrichissement ou de plantation. Dans le sens des écologistes, c'est l'ensemble des processus dynamiques qui permettent de reconstituer un couvert qui a été entamé (FOGGIE, 1960 ; ALEXANDRE, 1979). Pour les uns et pour les autres, c'est aussi la population de brins en sous-bois (ROLLET, 1969).

L'idée de régénération naturelle est très généralement associée à l'idée de "succession" (voir par exemple LEPART et ESCARRE, 1983). Dans le cadre conceptuel issu des travaux de CLEMENTS, qualifié de "classique"

par DRURY et NISBET (1973), on oppose succession primaire et secondaire. La succession primaire est le processus de transformation du milieu abiotique par la végétation, processus qui aboutit au climax ou stade évolué et stable, en équilibre avec le macroclimat. La succession secondaire est celle qui s'observe dans les milieux où une végétation développée est détruite par une agression externe. Cette végétation reposait sur un sol évolué, en règle générale plus fertile qu'un sol jeune, et la dynamique conduit alors à un retour sur place d'une formation qui existait avant la perturbation. Dans ce cas "régénération naturelle" est synonyme de "reconstitution". Au sens de TANSLEY, on parlera de dynamique autogène et allogène. Quand le facteur d'agression est l'homme, on peut parler de série anthropogène.

Les forêts primaires sont à la fois stables à une échelle d'espace suffisante et en constant renouvellement. Il faut bien que les individus qui ont atteint leur âge de vieillesse soient renouvelés. Mais la mort "naturelle" n'est pas celle qui touche le plus grand pourcentage des arbres ; ces édifices puissants sont à la merci du poids des lianes, des efforts du vent, de l'instabilité des sols aggravée par l'engorgement et la pourriture des racines... Des arbres, grands ou petits, sont continuellement cassés ou déracinés et occasionnent dans leur chute de multiples dégâts : ce sont les chablis. Ils sont totalement indissociables de la forêt "intacte" (e.g. RIERA et ALEXANDRE, 1988, et nombreux auteurs).

Le climax n'est donc pas figé mais au contraire le siège d'une dynamique complexe, avec apparitions transitoires et localisées de faciès distincts, de "successions" à petites échelles. Chacune de ces petites successions conduit à des changements localisés dans la composition de la forêt : telle espèce rare ici y devient fréquente tandis qu'elle se raréfie ailleurs. La mort des arbres faisant partie intégrante du climax, la dynamique interne dans les chablis n'est pas la reconstitution de la forêt mais bien une phase particulière de sa pérennité avec passage par des phases diverses tant par la structure, la composition floristique que le stade de maturité des individus. Mais il n'y a pas, sinon sur une très grande échelle de temps en liaison avec l'évolution des climats, de direction privilégiée de transformation. La régénération naturelle de la forêt primaire, sa dynamique interne, peut difficilement être qualifiée de successioneuse et sa dynamique, qui n'est ni vraiment liée à une perturbation étrangère au milieu, ni à une transformation du milieu par lui-même, est sans doute plus "endogène" (nécessaire mais non orientée) qu'autogène (orientée par l'étape précédente) ou allogène (orientée par la perturbation).

Les perturbations apportées par l'homme au milieu forestier tropical, quoique très variables en intensité comme en fréquence, aboutissent à des transformations profondes du couvert et les mécanismes de la régénération

naturelle après culture ou autre intervention peuvent être considérés, a priori, comme différents de ceux que l'on rencontre en forêt "intacte". Ainsi, après abandon des essarts pris sur la forêt, on voit les friches successivement dominées par des espèces ou groupes d'espèces particulières qui, par leur abondance, forment des peuplements homogènes contrastant avec la diversité floristique et structurale de la forêt "mature" (cf infra § I.2). Cependant, ces espèces particulières, favorisées par l'homme, ont évolué bien avant son intervention ; elles trouvent leur origine dans des milieux "primaires" et notamment en forêt où elles peuvent participer à la cicatrisation des trouées, notamment des plus grandes liées aux cyclones, aux volcans, aux feux ou aux glissements de terrain. Les peuplements qu'elles forment passent par des phases qui sont analogues à celles que l'on peut observer dans les chablis. Ainsi RICHARDS (1952) arrive à la conclusion (p. 42) qu'une trouée naturelle en forêt est le théâtre d'une succession secondaire à très petite échelle et (p. 399) que la succession secondaire reproduit, à une échelle plus grande, les changements qui se produisent au cours de la régénération normale de la forêt primaire.

Nous en prendrons argument pour traiter globalement la régénération naturelle, quitte à revenir sur la distinction succession primaire/succession secondaire lors de la discussion.

Nous aborderons dans un premier temps ce très vaste et très complexe champ d'étude qu'est la régénération naturelle en forêt dense par le biais de l'écologie des arbres qui dominant (ou peuvent dominer) structurellement les formations forestières adultes ou cicatricielles. Ceci nous conduira à définir trois groupes stratégiques dominants. Les lianes, herbacées ou ligneuses sciaphiles ne seront qu'évoquées (Chapitre I). Nous discuterons ensuite de la notion de phases dynamiques, impliquant une discontinuité dans les mécanismes de la régénération naturelle (Chapitre II), ce qui nous permettra de déboucher sur un modèle simple (Chapitre III) dont quelques exemples seront envisagés au Chapitre IV. Enfin nous reviendrons, au Chapitre V, sur quelques points de discussion et notamment sur le retour possible ou non à un éventuel "climax".



Photo 1. Petit plant d'avodiré (*Turraeanthus africana*, Méliacée) dans un petit chablis de la forêt du Banco près d'Abidjan.

La présence de plusieurs jeunes feuilles composées encore incomplètement développées et de couleur claire témoigne de la rapidité de croissance de la plante dans les conditions particulières du petit chablis. Cette croissance atteint 2 m par an en hauteur. Avant de bénéficier de conditions de croissance favorable, le petit plant a pu végéter plusieurs dizaines d'années à l'ombre du sous-bois à la merci des herbivores, des parasites et des chutes de branches. Cette phase d'attente est obligée. En effet la graine "récalcitrante" meurt très rapidement quand elle est soumise à un microclimat desséchant et ne peut donc pas germer en clairière.



Photo 2. Petit chablis au Banco.

Le changement spectral dû à l'ouverture du couvert et le déchirement du réseau racinaire superficiel ont permis la germination de deux arbres pionniers : *Musanga cecropioides* (grandes feuilles palmées) et *Macaranga barteri* (long pétiole et limbe cordé). L'éclaircissement insuffisant et irrégulièrement réparti (de l'ordre de 5 % sauf lors des passages de soleil) n'assure pas leur croissance. Ces plants s'étioient au point de finir par plier sous leur propre poids. Les grandes feuilles allongées appartiennent à *Palisota hirsuta*, herbacée cicatricielle beaucoup plus tolérante à l'ombrage et très abondante au Banco. Parmi les semis au premier plan, on note quelques brins de *Turraeanthus africana* qui n'ont pas encore amorcé leur phase de croissance rapide.

Dieu dit : "Voyez ! Je vous donne, sur toute la surface de la terre, toute herbe portant semence, ainsi que tous les arbres fruitiers, avec leur semence pour les reproduire : ce sera votre nourriture".

Genèse 1.29

CHAPITRE I

AUTÉCOLOGIE DES ESPÈCES DOMINANTES EN FORÊT DENSE : DÉFINITION DE GROUPES STRATÉGIQUES

I. 1. DYNAMIQUE SUCCESSIONNELLE EN FORÊT PRIMAIRE ET CARACTÈRES DES GRANDS ARBRES "SCIAPHILES"

Les espèces véritablement sciaphiles ne se rencontrent que parmi les espèces qui occupent en permanence les étages inférieurs de la forêt (WHITMORE, 1975). Qu'elles soient ligneuses ou non, elles diffèrent suffisamment des autres arbres pour former, sur la base de la stratégie d'allocation des ressources photosynthétiques, et au même titre que les herbacées ou les lianes, une catégorie à part que nous n'étudierons pas.

Ce travail se limite aux espèces de la voûte, que nous avons qualifiées de "structurales" et qu'on pourrait également qualifier de "tectiques" (c'est-à-dire pouvant former le dais ou "toit" de la végétation). Ces espèces nécessitent toutes une ouverture du couvert pour croître et deviennent héliophiles adultes, ce qui leur vaut l'appellation de scia-héliophytes (GUILLAUMET, 1967) ou d'héliopalyphytes (VOOREN, 1979). Nous conserverons, néanmoins, par commodité et pour ne pas rompre avec une tradition bien établie, l'appellation de "sciaphiles" pour ces arbres qui ne le sont qu'une partie de leur vie.

a) Un exemple : *Turraeanthus africana*

Parmi les arbres de la voûte des forêts peu perturbées, *Turraeanthus africana* peut être considéré comme très caractéristique. C'est un arbre au bois précieux, haut de 30 à 35 m, très abondant dans la réserve forestière du Banco où nous l'avons étudié et où il montre une tendance à la grégarité (ALEXANDRE, 1977b).

Le cycle biologique de *Turraeanthus africana* ou avodiré montre des phases bien distinctes. La graine germe en sous-bois sitôt dispersée et donne un petit plant qui peut subsister un grand nombre d'années dans le sous-bois malgré une croissance proche de zéro. A la faveur d'une trouée de chablis, il peut montrer une croissance rapide qui lui permet, éventuellement, d'atteindre la voûte. Une fois adulte, l'arbre se reproduit de nombreuses années. La germination en dehors du sous-bois est impossible en raison de la sensibilité de la graine au dessèchement ; de même, les petits plants sont détruits (brûlés) dans les trop grandes clairières (ALEXANDRE, *ibid.* et figure 1).

Au total il y a pour cet arbre 3 phases différentes se déroulant chacune dans un biotope différent : germination et attente en sous-bois, croissance en chablis, reproduction dans la voûte. L'existence du "sous-bois" dépend de l'intégrité de la voûte et il n'y a donc, pour la forêt, que 2 phases :

- Une phase structurée, avec voûte continue bien éclairée qui détermine un sous-bois sombre mais où la température et l'humidité sont constantes. C'est une phase où les changements dans le peuplement sont lents.

- Une phase de chablis où les changements floristiques et structuraux sont rapides et font intervenir des espèces qui peuvent être absentes du sous-bois. Les conditions mésologiques y sont contrastées avec de forts gradients latéraux et verticaux.

Les mesures de croissance que nous avons effectuées en forêt de Taï (ALEXANDRE, 1982e) montrent que l'exemple de l'avodiré pourrait bien s'étendre à l'ensemble des espèces de la voûte en basse Côte-d'Ivoire. RICHARDS (1952) puis BAUR (1964) avaient déjà considéré l'aptitude à survivre à l'ombre et à croître dans les trouées comme caractéristique des grands arbres des forêts tropicales. Pour WHITMORE (1975, p. 88), il y aurait des arbres sur l'île de Kolombangara, qui s'installeraient et croîtraient sous forêt intacte, sans l'aide d'une trouée. Il pourrait s'agir d'une exception liée à la grande fréquence des cyclones sur cette île (WHITMORE, 1974 ; F. HALLÉ, com. pers.). En fait, même pour WHITMORE, le chablis reste l'événement essentiel de la régénération, ce qui est en accord avec la théorie sylvigénétique de OLDEMAN (in HALLE *et al.*, 1978). La dynamique interne de la forêt apparaît donc par essence comme discontinue.

DYNAMIQUE DE LA REGENERATION NATURELLE EN FORET DENSE DE COTE D'IVOIRE

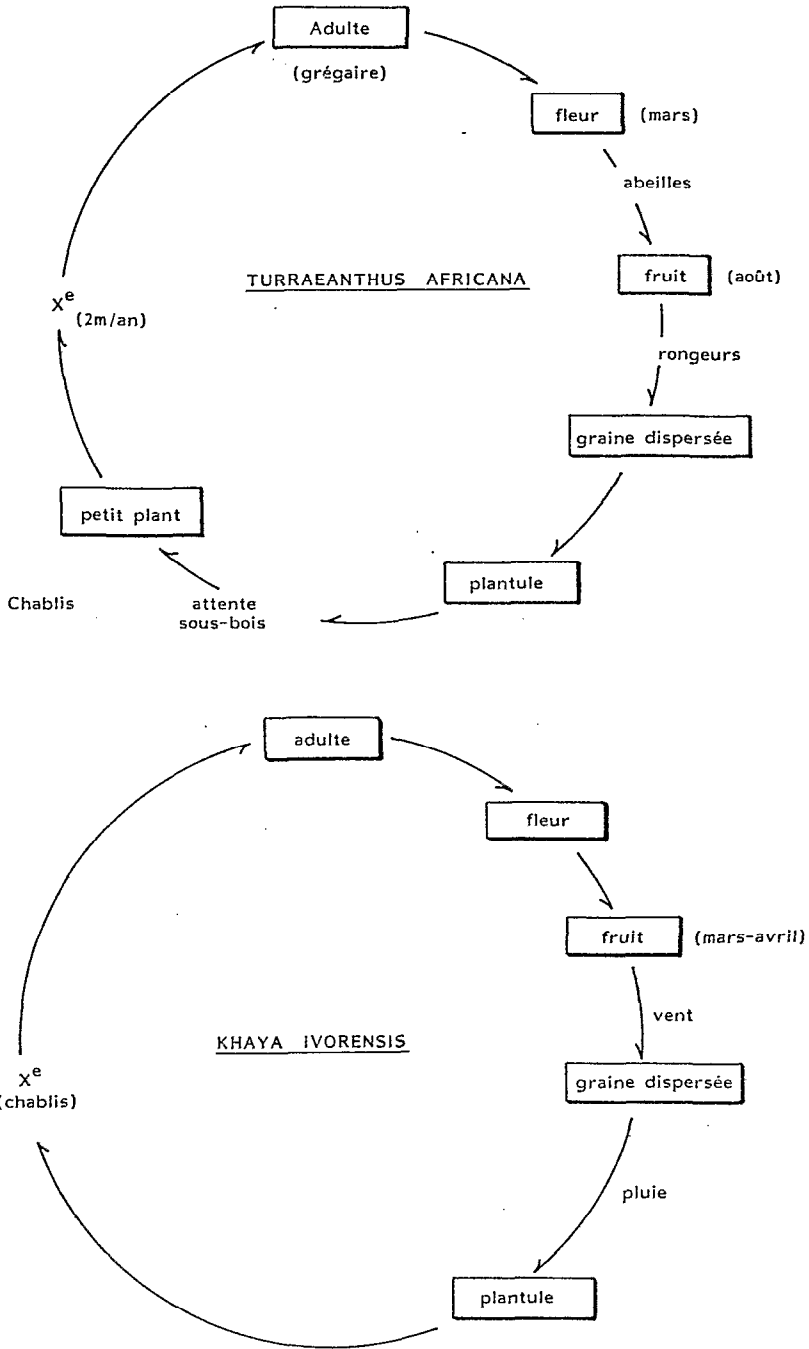
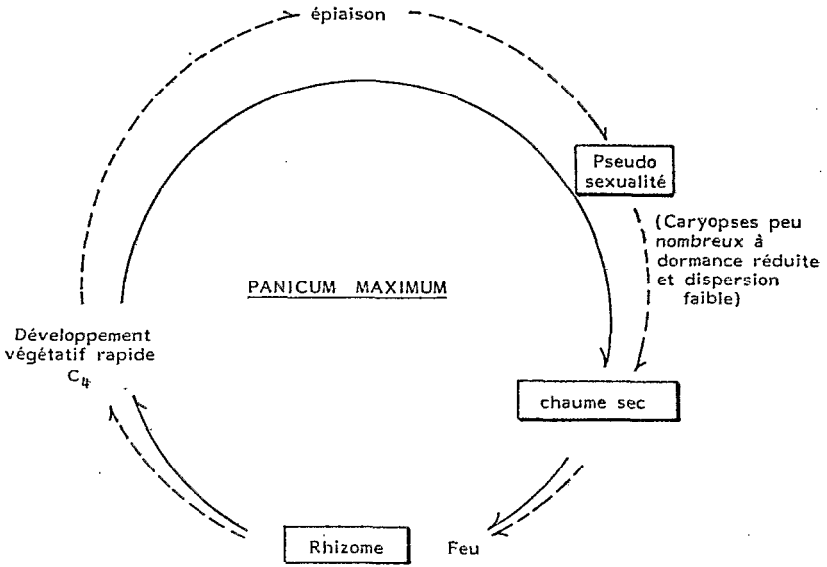
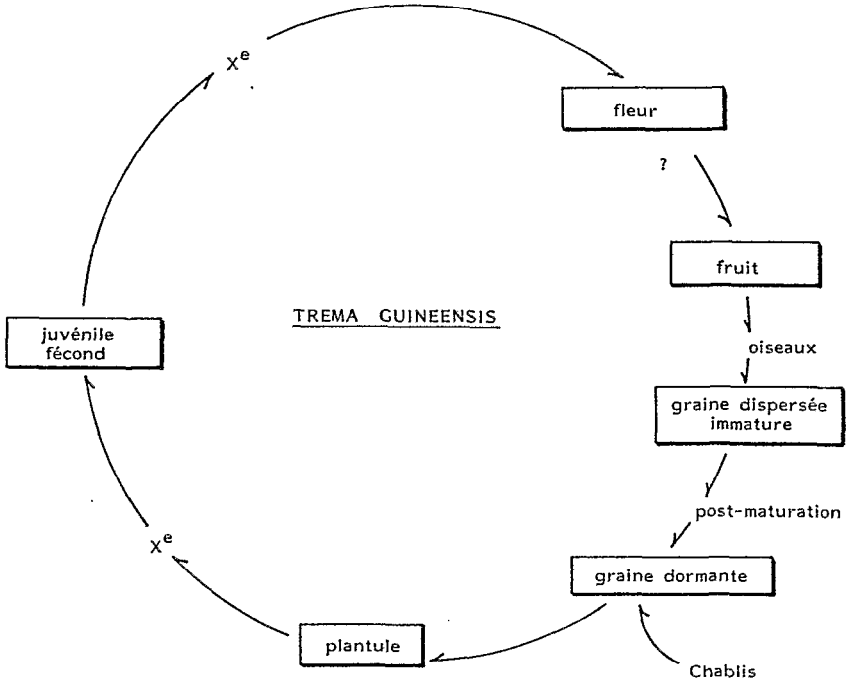


Figure 1. Cycle vital de 4 espèces représentatives de stratégies écologiques différentes (cf ALEXANDRE, 1977a). (Suite page suivante)



b) Attente en sous-bois

La lenteur de croissance en sous-bois est bien entendu essentiellement liée à la faiblesse de l'éclairement. En l'absence de perturbation, la structure forestière s'établit pour utiliser toute l'énergie lumineuse disponible. C'est le point de compensation lumineux qui limite l'indice foliaire à une valeur de l'ordre de 6 à 7, certainement inférieure à 8 (ALEXANDRE, 1981b), et l'éclairement diffus à 0,5 % dont la moitié environ sous forme de taches de soleil (ALEXANDRE, 1982d). La simple survie des espèces dites "sciaphiles" aux intensités lumineuses rencontrées suppose une adaptation éco-physiologique poussée (ALEXANDRE, 1981b, 1982b et d). Beaucoup d'espèces non véritablement sciaphiles germent parfaitement en sous-bois mais meurent, souvent attaquées par un champignon (cf GRIME, 1965, NG, 1978, AUGSPURGER, 1984), si un chablis n'intervient pas rapidement.

Des adversités diverses (herbivores, chutes de branches mortes,...) viennent réduire les faibles gains de croissance en hauteur. En dehors même de ces pertes, nos observations et celles de nombreux autres auteurs, y compris les plus récentes de HLADIK et BLANC (1987) au Gabon, permettent d'estimer le taux annuel de croissance en hauteur à 7 %. Si l'on admet le maintien d'une croissance exponentielle, ce taux est compatible avec nos observations sur l'âge des plantes en sous-bois : plus de 40 ans pour un plant de moins de 2 m. Compte tenu de la fréquence des chablis (RIERA et ALEXANDRE, 1988) et de l'étendue de leur influence, la probabilité de rencontrer des brins de plus de 70 ans en sous-bois "intact" est extrêmement réduite.

Une croissance très ralentie est un atout favorable pour survivre au manque de lumière (GRIME, 1966) de même qu'une taille de plantule importante qui évite d'être recouvert par les feuilles mortes. La graine des arbres sciaphiles est donc le plus souvent pourvue de réserves importantes et donc grosse (1 g chez *Turraeanthus*, 50 g et plus chez *Tieghemella heckelii* ou *Anthonotha fragrans*). Cette taille implique la zoochorie comme mode de dispersion le plus fréquent et une protection efficace tant de la graine vis-à-vis du disperseur (coque dure) que de la plantule, qui draine les réserves séminales, par des substances toxiques à l'égard des phytophages généralistes (PAINTER, 1936 ; DETHIER, 1954 et de nombreux autres auteurs). La coévolution plante-ravageur explique en partie, selon JANZEN (1970), la richesse spécifique des forêts tropicales.

c) Croissance en chablis

Zoochorie, grosseur de la graine et de la plantule, protection chimique, croissance ralentie à l'ombre et rapide en chablis... constituent un ensemble de caractères qui définissent bien les arbres sciaphiles et permettent d'en

faire un groupe stratégique. Ces caractères sont tous en rapport avec l'opportunité que représentent pour leur régénération les chablis "moyens", les plus fréquents, qui correspondent à la disparition d'un individu de la voûte (cf BROKAW, 1982a et b, 1985a et b; RIERA, 1983). Au terme du processus de "cicatrisation", un arbre sciaphile sera remplacé par un autre d'espèce différente mais de même stratégie.

À côté de ces chablis moyens, il se forme des petits chablis ou chablis partiels correspondant à la disparition d'une fraction de houppier. Ceux-ci se referment par le haut avant d'avoir permis aux plants du sous-bois d'atteindre la voûte. En nombre moindre, se produisent aussi, spontanément, des chablis plus grands ou exceptionnellement des chablis de très vaste étendue produits par des ouragans ou autres phénomènes très dévastateurs (GARWOOD *et al.*, 1979).

MANGENOT (1956), BUDOWSKI (1965) et d'autres ont souligné le caractère "sec" de ces grandes clairières. En sous-bois, l'évaporation "Piche" sous abri est réduite de moitié par rapport à celle d'une grande clairière comme le montrent les mesures de CRUIZIAT (1966) au Gabon ou celles de FINKELSTEIN (1982) en Guyane. Les données pour les clairières de chablis relativement petites, sont très rares. En Côte-d'Ivoire, au Banco, HUTTEL et nous-même (non publié) avons mesuré à l'aide de l'évaporomètre de Winckler non abrité, une évaporation réduite au quart en sous-bois et à la moitié en clairière par rapport à celle mesurée à Adiopodoumé, en plein découvert (de l'ordre de 5 mm/jour). En forêt semi-décidue au Ghana, LAWSON *et al.* (1970) mesurent, au cours de deux journées de saison sèche et à 10 cm du sol, une évaporation "Piche" 7 fois plus grande en clairière (6,3 mm/jour) qu'en sous-bois (0,9 mm/jour). On peut supposer que dans cette expérience aussi l'évaporomètre n'était pas abrité.

Les grands et très grands chablis ne sont donc favorables aux espèces sciaphiles qu'à leur périphérie, le centre, trop "sec", est colonisé par des espèces héliophiles à vie brève ou longue, dont l'existence en forêt serait autrement difficile à expliquer (BUDOWSKI, 1970).

Le schéma (Fig. 2) illustre l'opposition entre espèces dites sciaphiles et héliophiles, déjà observée par KRAMER (1933 in RICHARDS, 1952) et illustrée de façon voisine par RIERA (1983, p. 99). En quelque sorte, la croissance et la régénération, le succès des espèces sciaphiles sont liés à la proximité d'une forêt intègre, ceux des espèces héliophiles y sont inversement liés. Les forestiers parlent d'espèces "forestières" et "d'ambiance forestière" pour indiquer cette liaison positive entre les constituants du couvert et le microclimat créé par leur réunion. L'ambiance forestière se caractérise à la fois par une atténuation des contraintes physiques et par le maintien d'un environnement biologique favorable.

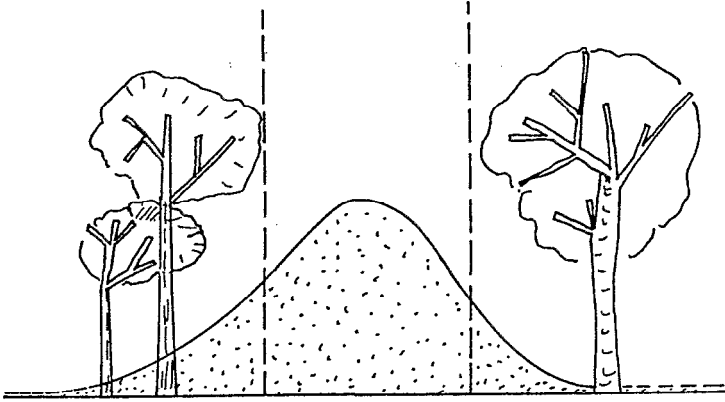


Figure 2a

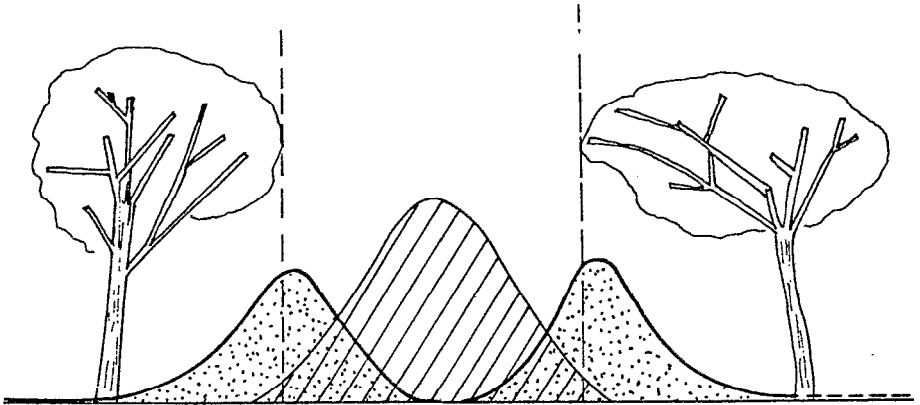


Figure 2b

Figure 2. Opposition entre espèces "primaires" sciaphiles (en pointillé) et espèces "secondaires" héliophiles (en hachures), selon la taille des chablis.

- Dans le chablis "moyen" de la fig. 2a, dont le diamètre serait selon BROKAW (1982) de 9 à 10 m, seules les espèces "forestières" sont stimulées. Presque toutes préexistaient au chablis mais leur démarrage n'est pas immédiat : une période de ►►

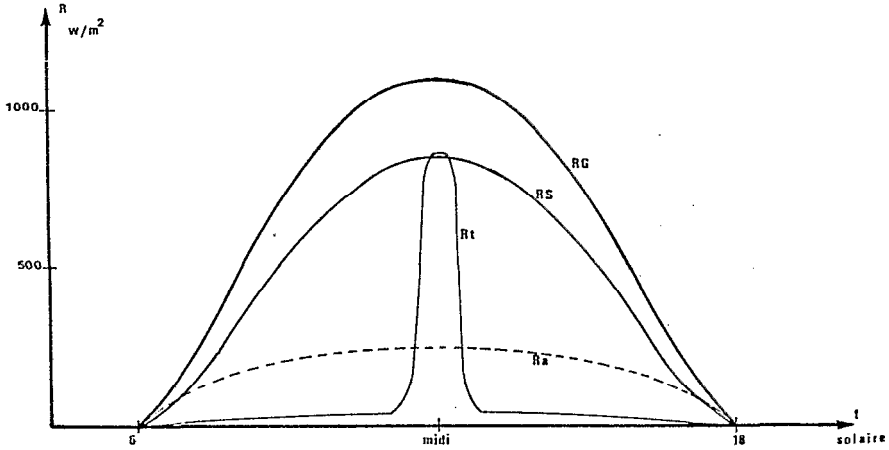


Figure 2c

- ► réadaptation semble nécessaire (ALEXANDRE 1977b, 1979). On note que le recrû s'étend sur une surface supérieure à la projection de la trouée. Les espèces "secondaires" sont présentes en petit nombre et leur croissance est limitée.
- A partir de 10 ares selon KRAMER (1933) ou SCHULZ (1960), soit un diamètre d'environ 30 m, les espèces "secondaires" issues de graines du sol ou d'apports extérieurs dominant (fig. 2b).
- La fig. 2c, d'après PERRIN DE BRICHAMBEAU (1973), montre le microclimat lumineux particulier d'une petite trouée (ici $D = H/4 = \pm 10$ m) comparé au rayonnement solaire à découvert par journée entièrement ensoleillée (RG = Rayonnement global ; RS = Rayonnement solaire direct ; Ra = Rayonnement diffus ; Rt = Rayonnement global dans la trouée).
- La fig. 2d, reprise de CATINOT (1965), d'après ROUSSEL (1962), donne avec une précision de 10 %, pour une latitude inférieure à 10° , l'éclairement Relatif (ER) au centre d'une trouée circulaire (courbe a) et dans l'axe d'une bande orientée nord-sud (courbe b) ou est-ouest (courbe c) en fonction de leur largeur, la hauteur du peuplement intact étant prise comme unité. L'éclairement en sous-bois est voisin de 0,5 % (ALEXANDRE 1982d).

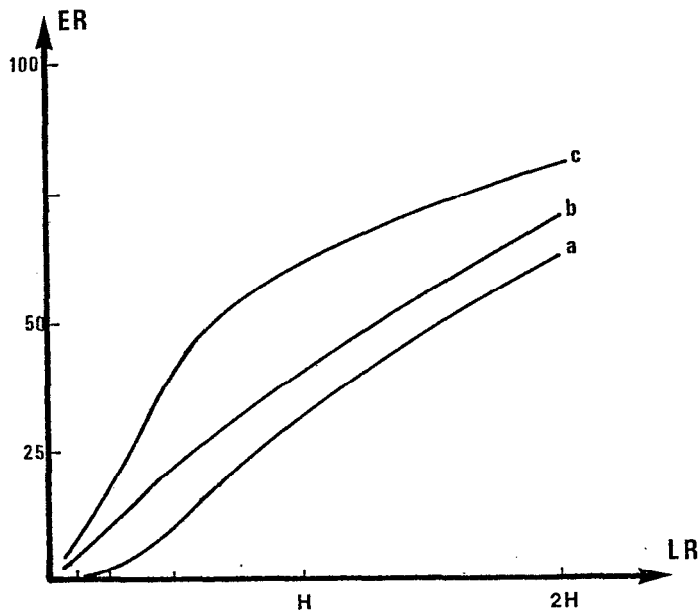


Figure 2d

Les plants situés dans de petites trouées pourraient profiter d'une augmentation de la lumière disponible tout en conservant le bénéfice d'un air relativement humide. En outre nous avons constaté que, par un effet de cheminée, les petites trouées attirent l'air des basses couches du sous-bois enrichi en CO₂ (cf ALEXANDRE, 1977b) et il est possible que cela ait également un effet favorable pour la croissance des plantes dans les petits chablis. Les difficultés, souvent importantes mais très variables, que l'on rencontre à réintroduire les espèces "forestières" dans les zones largement perturbées, font penser qu'aux facteurs microclimatiques défavorables se combinent des facteurs biotiques, comme la disparition des champignons mycorrhiziens (JANOS, 1983 ; SMITS *et al.*, 1987) ou celle des vers de terre (LAVELLE, com. pers.). D'une manière générale, c'est bien l'ensemble des éléments vivants de la rhizosphère qui souffre de l'ouverture brutale du couvert.

Ce hiatus entre forêt et "non-forêt" concorde avec l'existence de groupes distincts d'espèces d'arbres, de différents tempéraments ou groupes stratégiques tels que nous les définissons plus loin.

La tendance actuellement courante à limiter le tempérament aux seuls besoins en lumière conduit à considérer, comme DENSLOW (1980a et b) ou

BROKAW (1985a, 1987), un continuum entre espèces très sciaphiles et très héliophiles. La vogue des modèles informatiques qui reposent sur des données mesurées, donc continues, tend peut-être à accréditer l'idée d'un certain continuum dans le monde vivant (OLDEMAN, com. pers.). Par ailleurs, étant donné la multiplicité des espèces, il est bien certain que quels que soient les critères que l'on choisit pour établir une classification, il se trouve toujours des espèces intermédiaires pour faire le pont entre deux catégories. Ces exceptions tendent à renforcer l'image d'un continuum qui reste plus apparent que réel dans l'espace multi-dimensionnel de la niche écologique (HUTCHINSON, 1957) où les espèces semblent se regrouper en îlots. Toute classification reste une construction de l'esprit mais sans classification il n'est pas de simplification possible, de représentation rapide et cependant précise. Comme le souligne WHITMORE (1975), la classification empirique des forestiers a l'avantage de faire le lien entre un critère particulier simple et l'ensemble de toutes les particularités du cycle reproducteur des arbres. Chaque espèce diffère des autres par telle ou telle particularité, mais globalement il y a des traits qui sont liés, qui concourent à la stratégie ou tactique de survie.

I. 2. DYNAMIQUE POST-CULTURALE

Certaines espèces héliophiles rencontrées dans les chablis en petit nombre et en mélange dominant largement les "brousses secondaires" post-culturelles où elles forment des peuplements denses et paucispécifiques (cf. AUBREVILLE, 1947).

La dynamique post-culturelle fait apparaître une succession de phases. A partir du brûlis, de la mise à nu du sol, la végétation évolue rapidement et est dominée successivement par une ou plusieurs vagues d'herbacées très éphémères, puis par des sous-arbustes (notamment des *Solanum*) puis par des arbustes, enfin par des arbres qui atteignent de grandes tailles. Cette succession de phases physiologiques et structurales est celle que reconnaît BENOIST en Guyane dès 1924 ou KENOYER (1929) à Panama ainsi que SYMINGTON (1933) en Malaisie. Van Steenis (1956) l'a généralisée.

De stades en stades, la dynamique pourrait éventuellement conduire à reconstituer une forêt analogue à la forêt d'origine, c'est-à-dire au climax. C'est en fait actuellement très contesté et nous y reviendrons in fine.

Des divers groupes stratégiques qui se succèdent, le plus caractéristique est celui des arbustes (parfois grands) pionniers dont le type pourrait être *Trema guineensis* (ALEXANDRE, 1978b).

On notera incidemment que l'emploi du qualificatif "pionnière" pour une espèce qui s'installe sur un sol évolué et le modifie donc peu est trompeur dans le cadre classique de la théorie de CLEMENTS. SYMINGTON (1933), pour éviter cette ambiguïté, adopte le mot indonésien "béloukar" qui signifie "brousse". Les véritables pionnières étant des plantes à faible développement, la précision d'"arbre pionnier" serait satisfaisante s'il n'y avait des lianes et des herbacées (telle *Maranthochloa leucantha*) dont les graines, à l'instar de celles des arbres pionniers, possèdent une dormance qui assure le succès de leur régénération.

L'évolution d'une parcelle dépend, comme nous le verrons, à la fois de son histoire (l'héritage du passé) et de son environnement. Selon la zone climatique ou plus probablement l'histoire de la région et les pratiques culturelles de ses habitants, on voit donc dominer des espèces pionnières différentes (ALEXANDRE, 1978b). Mais dans tous les cas, l'apparition de ces arbustes est précoce, ce qui est rendu possible par la présence préalable de graines dormantes dans le sol de la forêt avant défrichement (ou chablis).

Passée la première phase d'installation, qui dure fréquemment de 2 à 6 mois, il y a une phase où la croissance entraîne une sursaturation de l'espace avec une grande mortalité et des arrivées réduites. Celles-ci ne reprennent activement que lorsque le recrû est âgé de 5-6 ans avec des espèces à croissance lente. Les différentes espèces ou vagues d'espèces qui dominent successivement arrivent dans l'ordre de leur vitesse de croissance et disparaissent par sénescence, laissant un autre groupe dominer (GOMEZ-POMPA & VAZQUEZ-YANES, 1974). Ceci permet de dire que la succession post-culturelle est, au moins à ses débuts, plus physiologique que floristique, qu'elle se fait plus par disparition d'espèces que par apparition de nouvelles selon une loi de corrélation inverse entre vitesse de croissance et taille-longévité (ALEXANDRE *et al.*, 1978). Cette loi permet une certaine généralisation, une schématisation des phénomènes de reconstitution, même si, comme toute loi biologique, il faut la nuancer (cf FINEGAN, 1984).

I. 3. TROIS GROUPES STRATÉGIQUES D'ESPECES FORESTIERES STRUCTURALES DOMINANTES

a) Rappels bibliographiques

MANGENOT (1955) avec la notion d'espèce cicatricielle et VAN STEENIS (1956) avec celle de nomadisme, introduisent le parallèle entre écologie et rôle dynamique des espèces ligneuses en forêt tropicale. Ils considèrent la forêt comme un super organisme stable formé d'espèces forestières appelées aussi stationnaires ou encore dryades. Les blessures de la forêt sont refer-

mées par les cicatricielles ou nomades. Pour VAN STEENIS comme pour MANGENOT, ces cicatricielles ou nomades peuvent se répartir en deux catégories selon leur durée de vie : les éphémères et les durables.

MANGENOT (1956) indique que si l'ombrage de la forêt explique l'absence de "graminées sylvatiques", les chablis et les éclaircies créées par les éléphants suffisent à assurer le démarrage des arbres héliophiles. Les peuplements cicatriciels qui font ainsi bien partie du "climax", varient avec la composition de celui-ci mais montrent toujours une tendance plus xérophile que le peuplement stable.

BUDOWSKI (1965) a développé cette notion de place des espèces dans la dynamique forestière. Il distingue 4 grandes étapes dans la reconstitution: les phases pionnière, secondaire précoce, secondaire tardive et climacique. Aux trois dernières correspondent des espèces d'arbres qui ont en commun certains caractères écologiques. Ainsi les espèces de la forêt secondaire initiale ont une large répartition géographique et seraient adaptées à la sécheresse (d'une manière plus générale à des milieux inhospitaliers, OLDEMAN, 1981), celles des forêts secondaires âgées seraient décidues et proviendraient de forêts climaciques de zones plus sèches ; quant aux espèces propres au climax, elles se caractérisent, selon BUDOWSKI, par leur répartition géographique limitée en relation avec des exigences écologiques étroites.

Ce parallèle entre espèces et stades de la régénération permet la confusion, abusive mais pratique, entre l'espèce et le type de milieu, confusion que BUDOWSKI ne fait pas, soulignons le. On parlera ainsi de plante pionnière pour dire plante de végétation pionnière et arbre primaire pour arbre de forêt primaire. C'est l'assimilation que font GOMEZ-POMPA et VAZQUEZ-YANES (1974) dans leur intéressante comparaison entre espèces primaires et secondaires. Dans leur travail les "secondaires tardives" n'apparaissent pas ; elles sont incluses dans les "secondaires" pour la majorité des caractères du cycle vital, et dans les "primaires" pour leur longévité.

Comme BUDOWSKI, nous considérons bien nous aussi trois "groupes stratégiques" principaux chez les arbres (ALEXANDRE, 1977a).

b) Caractères écologiques de 3 espèces exemplaires

Pour illustrer chacune des 3 grandes stratégies, nous reprendrons les espèces qui nous ont servi (ALEXANDRE, 1977a) pour une première approche des mécanismes successionnels : *Trema guineensis*, *Khaya ivorensis* et *Turraeanthus africana*. A côté de ces espèces, nous prendrons 10 autres exemples, aussi typiques que possible (d'après SCHNELL, 1952a ; MANGENOT, 1955 ; GUILLAUMET et ADJANOHOON 1971 ; HUTTEL, 1975), ce qui nous permettra d'estimer pour chaque caractère écologique sa

constance dans le groupe et donc l'importance du caractère pour le déroulement du cycle vital. Nous avons réuni ces données sur les tableaux 1a, 1b et 1c.

1 Espèce type	<i>Trema guineensis</i>	<i>Khaya ivorensis</i>	<i>Turraeanthus africana</i>
2 Tempérament	Héliophile	Tolérant	Sciaphile
3 Appellation des groupes			
Auteurs			
Plusieurs auteurs	Pionnière	Post-pionnière	Climacique
BUDOWSKI	Secondaire précoce	Secondaire tardive	Primaire
VAN STEENIS	Nomade à vie brève	Nomade à vie longue	Sédentaire ou dryade
MANGENOT	Cicatricielle à vie brève	Cicatricielle à vie longue	Forestière
Plusieurs auteurs	Weed tree	Néant	Néant
SYMINGTON	Bélukar		
Plusieurs auteurs	Ephémère	Persistante	Persistante
PIANKA	Stratège r	Néant	Stratège K
SWAINE & WHITMORE	Pionnière	Non pionnière	Non pionnière
DIX & SWAN	Pionnière	Transitoire	Auto-entretenu
Ce travail	Pionnière	Géante anémochore	Forestière sciaphile
4 10 autres espèces écologiquement apparentées et valeur technologique du bois d'après C.T.F.T.			
¹ Ebénisterie	<i>Macaranga barteri</i>	<i>Terminalia ivorensis</i> ¹	<i>Diospyros sanzaminika</i>
² Usages spéciaux	<i>Macaranga hurifolia</i>	<i>Piptadeniastrum afr.</i> ²	<i>Guarea cedrata</i> ¹
³ Egalement utilisable	<i>Musanga cecropioides</i>	<i>Combretodendron afr.</i> ²	<i>Strombosia glaucescens</i>
	<i>Alchornea cordifolia</i>	<i>Danielia thurifera</i> ¹	<i>Octoknema borealis</i>
	<i>Fagara macrophylla</i> ²	<i>Entandrophragma utile</i> ¹	<i>Blighia welwitschii</i>
	<i>Rauwolfia vomitoria</i>	<i>Lovoa trichiloides</i> ¹	<i>Uapaca esculenta</i> ³
	<i>Anthocleista nobilis</i>	<i>Ceiba pentandra</i> ¹	<i>Tarrietia utilis</i> ¹
	<i>Harungana madagasc.</i>	<i>Lophira alata</i> ¹	<i>Pentacletra macrophylla</i>
	<i>Vismia guineensis</i>	<i>Alstonia congensis</i> ²	<i>Dacryodes klaineana</i> ³
	<i>Albizzia zygia</i>	<i>Bombax buonoponense</i> ¹	<i>Chrysophyllum subnudum</i>
5 Autres espèces plus ou moins atypiques et à rattacher au groupe principal			
	<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i>	<i>Thieghemella heckelii</i>
	<i>Chlorophora excelsa</i>	<i>Ficus exasperata</i>	<i>Panda oleosa</i>
	<i>Nauclea diderichii</i>	<i>Sterculia tragacantha</i>	<i>Coula edulis</i>
	<i>Ricinodendron africanum</i>	<i>Anthonotha fragrans</i>	
		<i>Canarium schweinfurthii</i>	

Tableau 1a : Les trois principaux groupes stratégiques dans la littérature et dans la flore de Côte-d'Ivoire.

AUTÉCOLOGIE DES ESPÈCES DOMINANTES EN FORÊT DENSE

	<i>Trema guineensis</i>	<i>Khaya ivorensis</i>	<i>Turraeanthus africana</i>
1 Conservation de la graine	Très longtemps dans le sol, probablement 30 ans	Plusieurs semaines si bien sèche	Germination retardée par enfouissement dans sol riche en M.O.
2 Conditions germinatives	Photosensible R/IR élevé	Humectation suffisante	Ambiance humide
3 Conditions de l'écécis	Redoute compétition avec herbacées	Requiert bon contact avec sol minéral	Sous-bois
4 Résistance de la plantule à la dessiccation	Faible	Assez bonne	Très faible
5 Résistance du petit plant à l'ombrage	Très faible	Bonne	Excellente
6 Vitesse de germination <i>in situ</i>	1 à 3 mois	3 à 6 semaines après pluies	Immédiate (24 h)
7 Vitesse de démarrage	Lente 6 mois	?	Phase de latence (1 à 3 mois)
8 Croissance maximale	1 m/mois	5 m/an	2 m/an
9 Hauteur maximale	12 m, parfois +	55 m	35 m
10 Durée de vie	3 à 10 ans	300 ans ?	300 ans ?
11 Poids frais de la graine	2 mg	0,2 g	1 g
12 Teneur en eau de la graine (poids frais)	?	8 %	50 %
13 Taille de la plantule	0,5 cm	7 cm	12 cm
14 Fructification			
- Phénologie	± continue	Saison sèche	Petite saison sèche
- Product. annuelle (graines)	± 10 ⁵ à 10 ⁶	± 10 ⁴	± 10 ³
- Age à maturité	6 mois	20 ans	?
15 Biologie florale			
- Agent fécondation	?	?	Abcilles
- Sexualité	Hermaphrodite	Hermaphrodite	Hermaphrodite
- Compatibilité	?	?	?

DYNAMIQUE DE LA REGENERATION NATURELLE EN FORET DENSE DE COTE D'IVOIRE

16	Dispersion des diaspores			
	- Agent	Oiseaux <i>spp.</i>	Vent	Rongeur, Calao
	- Lieu	Perchoirs	Aléatoire	Forêt
	- Distance	Qqs dizaines à qqs centaines de m	Moins 100 m	≈ 30 m, parfois plus
17	Aptitude à rejeter	Très faible	Moyenne	Très faible
	Aptitude à la transplantation	Très faible	Bonne	Très faible
18	Système racinaire	1 plateau superficiel et 1 pivot grêle mais profond	Pivotant	Pivot rapidement avorté. Racines pro- fondes sans orientation Dépourvu de poils absorbants
19	Ecophysiologie de la transpiration			
	- Contrôle stomatique	Peu sensible à l'abaisse- ment de la teneur en eau	Efficace	Précoce
	- Résistance physiologique	Elevée	Bonne	Faible
	- Conductance maximale	Très élevée, ≈ 2,5 cm/s	≈ 0,3 cm/s	≈ 0,3 cm/s
	- Flétrissement	Précoce	Tardif	Sans
20	Densité moyenne du bois à 12 % d'humidité	0,47	0,55	0,57
	Valeur marchande (catégories 1 et 2)	Faible	Elevée	Elevée
21	Modèle architectural HALLE & OLDEMAN (1970)			
	Mode de croissance	Roux	Rauh	Rauh
		Continu	Rythmique	Rythmique
22	Exigences minérales	Elevées	?	Aucun effet de NPK
23	Mycorrhizes VAM	?	+	+
24	Stratégie selon ALEXANDRE 1982	Trouée-trouée	Forêt-trouée	Forêt-forêt
	Stade attente selon ALEXANDRE 1982	Graine	Adulte	Petit plant
25	Type morphologique de la plantule cf MIQUEL 1985	Phanérocotyle	Semi-hypogée	Semi-hypogée
26	Durée de vie des feuilles	Très courte	?	3 ans en sous-bois 1 an adulte
27	Répartition			
	- Aire	Très vaste	Très vaste	Limitée
	- Population	Fortement groupée	Très dispersée	Semi-grégaire

Tableau 1b : Caractères écologiques de 3 espèces représentatives des principaux groupes stratégiques d'après nos observations personnelles (ALEXANDRE, 1977a et b, 1978b et non publ.).

AUTÉCOLOGIE DES ESPÈCES DOMINANTES EN FORÊT DENSE

1	Conservation de la graine	Très longue (6/7)	Longue au sec (9/10)	Très courte au sec (10/10)
2	Conditions germinatives	Photosensibles (6/7)	Bonne humectation (7/9) Dormance partielle (2/10)	Sous-bois (10/10)
3	Conditions de l'écécis	?	Comme <i>Khaya</i> (10/10)	Sous-bois (10/10) mais prédation atteignant 100 % sauf dispersion et/ou cache
5	Résistance du petit plant à l'ombrage	Très faible (10/10)	Assez bonne à bonne (10/10)	Bonne à très bonne (10/10)
6	Vitesse de germination in situ	? (parfois longue)	rapide (≈ semaine)	Très variable
8	Croissance maximale	Dans l'ensemble, élevée à très élevée exception <i>Albizia</i>	Très élevée (> 3m/an) chez <i>Terminalia</i> , <i>Ceiba</i> , <i>Alstonia</i> , élevée chez les autres	Elevée (≈ 3m/an) chez <i>Guarea</i> , <i>Blighia</i> , <i>Uapaca</i> , <i>Tarrietia</i> , <i>Pentacletra</i>
9	Hauteur maximale	<< 20 m sauf <i>Musanga</i> , <i>Fagara</i> , <i>Albizia</i>	≥ 40 m (10/10)	≤ 35 m (10/10)
10	Durée de vie	Le + souvent courte (< 20 ans)	Longue	Longue
11	Poids frais de la graine	1 mg à 50 mg (10/10)	≈ 1/2 g (8/10) <i>Alstonia</i> 20 mg, <i>Daniellia</i> 2 g, <i>Lophira</i> 1 g	0,7 à 2 g sauf <i>Pentacletra</i> ≈ 20 g
12	Teneur en eau de la graine	?	≈ 10 % (10/10)	≈ 50 % (10/10)
13	Taille de la plantule	En rapport avec le poids des graines		
16	Agents de dispersion des diaspores (Il peut y en avoir plus d'un par espèce)	Oiseaux (≥ 7/10) Chauves-souris (≥ 1/10) Vent (1/10) Mammifères (≥ 1/10)	Vent (10/10)	Mammifères (≥ 8/10) Oiseaux (≥ 3/10) Vent (1/10) Autochore (1/10)
20	Densité moyenne du bois à 12 % d'humidité < 0,5 (10/10)		0,5 à 0,9 (10/10)	0,7 à > 1 (10/10)
	Valeur marchande	Faible sauf <i>Fagara</i>	Elevée (10/10)	Faible sauf <i>Guarea</i> et <i>Tarrietia</i>

* de 13 à 15 et de 16 à 20 : se reporter au tableau 1b.

Tableau 1c : Constance des caractères écologiques du type chez les 10 autres espèces représentatives. Seuls les caractères pertinents et suffisamment connus sont retenus.

L'examen de ces tableaux permet de classer les caractères envisagés en trois catégories :

- Ceux qui varient de façon continue d'un groupe stratégique à l'autre.
- Ceux qui sont discontinus.
- Ceux qui sont insuffisamment connus.

Nous les regrouperons sur le tableau 2.

«Continus»	«Discontinus»	Mal connus
. Poids de la graine	. Physiologie de la graine	. Biologie florale
. Taille plantule	Conservation Germination	. Durée de vie
. Production de graines	. Dispersion	. Système racinaire
. Densité du bois	Agent Distance	
. Résistance ombrage	. Hauteur maximale	
. Vitesse de croissance maximale	. Aptitude au rejet	
. Contrôle stomatique		

Tableau 2 : Caractères des principaux attributs vitaux des 3 espèces choisies au tableau 1 comme représentatives de différentes stratégies de régénération.

Dans la colonne "continus", on relève que les 3 premiers caractères sont indiscutablement liés, de même que les 4 derniers. En fait, ces 7 caractères ne font que traduire le plus ou moins grand degré de sciaphilie si l'on se réfère à GRIME (*loc. cit.*), HARPER *et al.* (1970), FOSTER et JANSON (1985) ou SORK (1987). Ils sont en rapport avec le tempérament photosynthétique et la croissance tandis que les caractères discontinus concernent d'autres aspects du cycle vital. Ce sont ces derniers qui militent pour la ségrégation de trois grandes stratégies distinctes.

Bien que certains auteurs ne distinguent que deux groupes : les pionnières et les non-pionnières (GOMEZ-POMPA et VAZQUEZ-YANES, *loc. cit.* ; SWAINE et WHITMORE, 1988) et que d'autres encore admettent un seul continuum, nous en concluons, sur la base de ces caractères discontinus comme la hauteur, ou discrets comme la dispersion, qu'en Côte-d'Ivoire les 3 groupes stratégiques reconnus à Panama par BUDOWSKI ont une grande homogénéité interne, une réalité écologique certaine.

Les espèces de chacun de ces trois groupes s'insèrent différemment dans la dynamique de la forêt, n'ont pas les mêmes "tactiques" de survie, ce qui nous a permis de nommer leurs stratégies en fonction de la coïncidence des "stades clefs" des plantes et de la forêt. La coïncidence, rencontrée chez *Turraeanthus*, des phases germinale et adulte avec le stade fermé de la forêt correspond à la stratégie que nous avons qualifiée de "forêt/forêt" par comparaison avec celle d'une espèce comme *Khaya ivorensis* qui subsiste par l'adulte et germe en trouée ("stratégie forêt/trouée") ou celle de *Trema guineensis* qui effectue tout son cycle en trouée ("stratégie trouée/trouée") (ALEXANDRE 1982b et figure 1).

Bien qu'il y ait une très bonne concordance entre nos trois groupes stratégiques et les trois tempéraments classiques, le besoin en lumière est un critère trop grossier, largement variable au sein de chaque groupe et même pour chaque espèce au cours de sa vie, pour qu'il serve de base à la distinction des groupes. De même le critère de longévité, très variable et mal connu, ne peut à notre avis être retenu bien qu'il ait été largement utilisé jusqu'ici.

Il reste deux caractères écophysiologiques qui permettent de donner à ces groupes des bases matérielles, ce sont la résistance ou l'absence de résistance de la graine à la dessiccation (graine orthodoxe vs récalcitrante selon ROBERTS, 1972) et la présence d'un mécanisme de dormance qui limite la germination en dehors des trouées (Tableau 3). Le plus souvent la dormance est photolabile avec une sensibilité au spectre de la lumière, plus précisément au rapport des longueurs d'onde absorbées par le phytochrome (VAZQUEZ-YANES, 1976). La lumière transmise par le couvert forestier à Taï est enrichie en infrarouge selon un facteur qui va de 4 par temps couvert à 20 par beau temps à midi et qui dépend peu de l'indice foliaire (ALEXANDRE 1982b). Un couvert léger suffit donc à prévenir la germination des pionnières (*ibid.*).

	Graine avec dormance	Graine sans dormance
Graine résistante à la dessiccation	espèces pionnières	espèces post-pionnières
Graine détruite par la dessiccation	∅	espèces forestières

Tableau 3 : Caractères de la graine en rapport avec les stratégies de régénération.

En croisant les 2 caractères de la physiologie des graines, on obtient 4 groupes, mais l'existence d'espèces à graines récalcitrantes et dormance photolabile bien que possible est douteuse. Ce pourrait être néanmoins le cas de *Crotonogyne chevalieri* en Côte-d'Ivoire ou de *Pourouma guianensis* en Guyane. Au total, il reste bien 3 catégories qu'il convient d'imaginer "dans l'espace" car, en fait, la notion d'orthodoxie a peu de sens pour une graine possédant des téguments imperméables permettant la dormance. Comme GRIME (1977) pour les stratégies, ou nous-même pour les potentiels (cf infra), on observe que la diversité du monde végétal est mieux prise en compte par 3 catégories plutôt que par les 4 que définirait une certaine logique.

Au total, on ne peut que constater une remarquable constance des caractères à l'intérieur de chaque groupe stratégique et la netteté de la séparation de chacun des 3 groupes par rapport aux 2 autres.

Les 3 groupes que nous avons envisagés sont étroitement apparentés aux 3 tempéraments classiques des forestiers. En considérant 3 groupes, et non 2, comme d'autres auteurs, on individualise le groupe des tolérantes qui correspond à celui des cicatricielles durables de MANGENOT et à celui des nomades de VAN STEENIS. C'est dans ce groupe que se rencontrent la majorité des bois précieux.

Ces trois groupes stratégiques représentent la majorité des arbres et les plus importants d'entre eux, ce qui suffit pour donner une représentation valide de la forêt. Il convient cependant de ne pas perdre de vue la diversité des espèces et, dans certains cas, une analyse plus approfondie peut aider à comprendre la dynamique du tapis végétal.

I. 4. AUTRES GROUPES STRATÉGIQUES

Sans quitter le sous-ensemble des espèces ligneuses de la voûte forestière et à l'intérieur de chacun des trois tempéraments, nous avons indiqué quelques exemples de ces espèces suffisamment différentes des autres pour être considérées comme "atypiques". Ces exemples sont réunis en ligne 5 du tableau 1a :

- Dans la colonne "héliophile", 4 arbres longévifs dont 3 très grands qui peuvent passer pour des "post-pionnières", mais qui tous présentent une dormance des graines plus ou moins marquée. Ce sont des pionnières à vie longue ou héliophytes durables pour FINEGAN et SABOGAL (1988). Le goupi de Guyane est analogue. *Ceiba pentandra*, par ailleurs très comparable aux autres très grands arbres anémochores de la colonne 2, apparaît également ici en raison de la dormance que ses graines possèdent parfois (ALEXANDRE, 1979).

- Dans la colonne "tolérant", 5 arbres indiscutablement fréquents dans les végétations secondaires mais qui ne sont ni très grands ni anémochores et par ailleurs nettement tolérants à l'ombrage. Ils correspondent à ce que OLDEMAN (1974) a justement intitulé les "nomades sciaphiles", ce qui résume bien leur réussite dans les zones perturbées et peu éclairées (cas des chemins de tirage, ALEXANDRE, 1981a). On pourrait aussi les appeler "nomades zoochores" par référence aux "géantes anémochores". Les besoins globaux en énergie des nomades sciaphiles et des forestières sciaphiles peuvent être proches. Mais alors que les forestières, adaptées aux chablis, profitent de courtes périodes d'ensoleillement intense, les nomades bénéficient au contraire, semble-t-il, d'un éclaircissement diffus atténué mais continu.

- En bas de la colonne "sciaphile", 3 arbres dont le makoré (*Thieghemella heckelii*), qui est aussi caractéristique de la forêt de Taï que l'avodiré l'est du Banco. Il présente une taille très grande, un fruit très gros avec une graine de 60 g, dispersée par les éléphants (ALEXANDRE, 1978a) souvent directement dans une clairière où la plantule trouve un niveau énergétique relativement élevé. Comme chez l'avodiré, la germination est rapide et suivie d'une phase marquée de quiescence du petit plant. Très proche de l'avodiré par bien des caractères, le makoré serait bien l'exemple d'une "climacique" tandis que l'avodiré ne serait qu'une "préclimacique". Les 2 autres arbres (*Coula edulis* et *Panda oleosa*), aussi abondants à Taï qu'au Banco, sont petits et intéressants notamment par leurs gros noyaux ligneux qui mettent 3 ans à germer sans présenter pour autant de dormance. *Coula edulis*, faiblement dispersé par les écureuils, a en outre la particularité de faire des rejets quand le tronc principal est dépérissant. Cette aptitude à la multiplication végétative, rare chez les forestières, est plus fréquente chez les arbres tolérants.

Les remarques précédentes montrent qu'à côté des 3 groupes "typiques" d'arbres "primaires" sciaphiles, de grands arbres héliophiles tolérants et de pionnières héliophiles strictes à vie souvent brève, on peut considérer un grand nombre d'autres groupes de plantes. Par exemple, en plus de ceux que nous venons d'évoquer, celui des monocotylédones de sous-bois (ALEXANDRE, 1982f), ou celui des espèces arbustives sciaphiles du sous-bois (ALEXANDRE, 1981a), qui dans des circonstances particulières peuvent former, comme *Scaphopetalum amoenum*, des peuplements stables grâce en partie à leur multiplication végétative, ou encore ces espèces héliophiles de sol contraignant qui forment les "brousses à Marantacées" décrites par GUILLAUMET (1967). Ou celui des épiphytes qui peuvent se comporter en espèces pionnières comme MANGENOT (1955) l'avait remarqué, ou encore le groupe hétérogène des lianes où l'on retrouve le pendant de chacun des groupes de plantes ligneuses (DE NAMUR,

comm. pers.), ou enfin le "monde" des herbacées qui prend d'autant plus d'importance que l'anthropisation augmente, et où l'on retrouve la même complexité que dans le monde des ligneux, avec des parallèles parfois frappants comme dans la correspondance des modes de dispersion (cf OPLER *et al.*, 1977 et tableau 4).

	Herbacées post-culturelles	Ligneuses forestières
Zoochorie	Epizoochorie	Endozoochorie
Anémochorie	Pogonochorie (Planeur léger)	Ptérochorie (Planeur lourd)
Atéléchorie	{ Sclérochorie	Barochorie
	{ Ballochorie	Autochorie
Dispersion secondaire	Fourmis	Eléphant, rongeurs

Tableau 4 : Concordances entre modes de dispersion dans les végétations herbacées et ligneuses.

Au total l'expérience que nous avons de la flore arborée de Côte-d'Ivoire montre qu'il existe 3 tempéraments bien individualisés, distincts les uns des autres par des caractères discontinus portant sur l'ensemble du cycle vital mais principalement relatifs aux tout premiers stades de la régénération. C'est ainsi que l'on peut pratiquement confondre chacun des 3 tempéraments avec le type germinatif des graines.

Au sein de ces tempéraments, nous reconnaissons des groupes stratégiques plus particuliers dont l'importance est à la fois écologique et économique puisque l'un d'eux, celui des "géantes anémochores", englobe la majorité des bois précieux du pays. Cette particularité n'est pas propre à la Côte-d'Ivoire puisqu'elle se retrouve en Amérique Centrale (BUDOWSKI, 1961). Par contre en Asie, la majorité des bois précieux proviennent de Diptérocarpacées, anémochores et de grande taille (D. COME comm. pers.) mais analogues au niangon (*Tarrietia utilis*) de Côte-d'Ivoire par leurs graines qui sont "récalcitrantes".

Les groupes stratégiques, définis sur des bases plus nombreuses, peuvent donc être plus restrictifs que les tempéraments, mais il ne faut pas multiplier à l'excès les catégories.

Le regroupement des espèces en un petit nombre de groupes stratégiques, trois ou un peu plus, permet une schématisation des processus dynamiques en forêt, qui est fort utile dans une première approche mais reste limitée. Bien sûr, le caractère artificiel ou même subjectif des groupes qui ne peuvent être basés que sur la connaissance autécologique incomplète d'un petit nombre d'espèces, n'échappera à personne. Mais leur véritable limite est autre : ils ne peuvent à eux seuls rendre compte de ces facteurs essentiels que sont l'histoire ou l'environnement locaux dans le cours des processus stationnels. Une approche supplémentaire est donc nécessaire.

*"Rien ne sert de courir,
il faut partir à point".*

*J. DE LA FONTAINE,
Le Lièvre et la Tortue, 1671*

CHAPITRE II

LA COMPOSITION FLORISTIQUE INITIALE

On conçoit bien que si l'on connaît les espèces en présence et le caractère, l'écophysiologie, de chacune d'elles, on puisse prévoir la dynamique de la régénération naturelle. Nous avons appelé "Potentiel Floristique" l'ensemble des espèces présentes à un endroit donné à un moment donné (ALEXANDRE, 1979 et 1982c). L'expression que les phytosociologues emploient dans un sens quelque peu différent, signifie ici que toutes les espèces en présence ne participent pas au peuplement : certaines sont détruites, d'autres ne trouvent pas, au moment considéré, les conditions nécessaires à leur croissance. Une partie seulement du potentiel s'exprime dans la Composition Floristique et c'est, nous le verrons, la perturbation qui opère le tri, qui détermine la part qui se développe.

Pour décrire comment cette sélection s'opère, il faut analyser le potentiel. Dans cette analyse, les catégories à envisager dépendent des aspects de la végétation que l'on privilégie. On pourrait ainsi découper le potentiel en espèces utiles ou nuisibles, herbacées ou ligneuses, sensibles ou résistantes à une agression donnée, etc... NOBLE et SLATYER (1980) ont utilisé comme critère le stade reproducteur atteint par chaque plante : graine, immature, reproducteur et "localement éteint", ce qui leur permet une analyse combinatoire assez complexe qui ne nous satisfait pas. Celle que nous proposons, d'ailleurs très largement utilisée bien que de manière informelle par bien des auteurs, repose sur l'importance que nous accordons à ce que EGLER appelle la "Composition Floristique Initiale".

II. 1. FERMETURE DU MILIEU ET ÉVOLUTION FLORISTIQUE

Comme nous le disions dès l'introduction, la régénération naturelle est marquée par la destruction localisée du couvert : petit chablis en forêt, champs plus vastes, ou certaines d'hectares rasés par les cataclysmes ou les entreprises modernes. La régénération naturelle est un processus par essence discontinu : à l'ouverture généralement brutale du couvert succède une refermeture plus ou moins progressive. Ceci est très généralement admis et bien décrit dans le cas des forêts tropicales par GOMEZ-POMPA *et al.* (1974).

L'évolution floristique suit de près l'évolution structurale : tant qu'il reste des zones nues, ouvertes, des plantes peuvent s'installer. Une fois le couvert continu, le milieu "refermé", les nouvelles installations deviennent rares.

A la phase d'installation et de compétition pour le site germinatif, succède la phase de croissance et de compétition pour la lumière (cf PEET et CHRISTENSEN, 1980). Les mots "ouvert" ou "fermé" contiennent donc une part de "connaissance" écologique qui n'a encore reçu que peu d'explications scientifiques. Il apparaît cependant que "l'espace" est en soi une ressource du milieu plus importante que la lumière ou les éléments minéraux lors de la phase d'installation. L'existence de microsites favorables à la germination est un des facteurs essentiels de la germination (SHELDON, 1974 ; HORN, 1981) de même que les relations allélochimiques (ou télétoxiques) dont on connaît quelques exemples en malherbologie (*Agropyrum repens*, etc.).

Dans le cas de la dynamique post-culturelle, l'installation des groupes herbacés, sous-arbustifs et arbustifs est concomitante (ALEXANDRE *et al.*, 1978) et l'augmentation de la diversité floristique (mesuré par l'indice de Shannon) qui s'observe dans les premières années "correspond à la disparition de nombreux individus (d'espèces dominantes) sans qu'il y ait pour autant un remplacement immédiat de ces pieds par d'autres espèces" (DE NAMUR, 1978a). Cette non-évolution floristique, passés les tout premiers stades, est déjà décrite par SYMINGTON (1933) et généralisée par RICHARDS (1952 et 1955). L'importance, dans la succession, du développement différé d'espèces présentes au départ, c'est-à-dire de la "Composition Floristique Initiale", a été soulignée par EGLER (1954). Les études de LEBRUN (1936) au Congo, de RICHARDS (1955) au Nigéria, ZWETSLOOT (1981) au Surinam, de SWAINE et HALL (1983) au Ghana, de TRACEY (1985) en Australie soulignent toutes la précocité d'installation des espèces qui participeront aux premiers stades de la succession. Cet aspect de la régénération naturelle a été également développé en dehors des tropiques, notamment par OLIVER (1981) qui associe la notion de Com-

position Floristique Initiale à celles de parcelles cicatricielles équiennes (que OLDEMAN, 1983, nomme éco-unités) et de multiclimes qui en découlent.

II. 2. PRÉCOCITÉ D'INSTALLATION ET CHANCES DE RÉUSSITE

Pour toutes les espèces de la voûte qui, rappelons le, sont à tendance héliophile, l'arrivée précoce est une condition essentielle de réussite. Le cas est simple pour les pionnières à germination photosensible puisque leur germination, et donc leur installation, ne sont possibles que tant que le milieu est très ouvert. Pour les autres arbres héliophiles, c'est au niveau de la réussite (ou de la simple survie) que la précocité d'installation est nécessaire. C'est ce qui apparaît sur la figure 3 où est représentée schématiquement la croissance des 3 espèces que nous avons considérées comme représentatives des 3 groupes stratégiques forestiers principaux. On constate que la croissance en hauteur de l'acajou (*Khaya ivorensis*), assez proche de celle de *Trema* en plein découvert, devient très faible si l'acajou vient à être surcimé par *Trema*. L'abscission des feuilles étant fonction du degré de tolérance à l'ombrage (point de compensation lumineux), nous avons pris la même valeur pour le minimum vital et pour l'éclaircissement transmis, soit environ 10 %. Autrement dit, si deux espèces héliophiles de tempérament proche, ou deux individus de la même espèce viennent en compétition, la dominante en hauteur inhibe et peut éliminer la dominée, la domine tout court (Fig. 4a). On (re)trouve ici les deux sens du mot "dominer" = dépasser en hauteur mais aussi en force.

Dans un peuplement équienne au départ clairsemé, les différents individus de différentes espèces poussent à peu près aussi vite tant que le peuplement n'est pas fermé. Dès que le couvert est continu, les individus dominants, recrutés parmi les espèces les plus héliophiles, créent un ombrage qui ralentit ou annule la croissance des brins recouverts. Ceux-ci ne pourront reprendre leur croissance qu'à la mort de l'étage dominant. De très faibles différences de vitesse maximale de croissance suffisent ainsi pour que s'établissent des vagues successives de dominance.

D'une manière générale, il y a dominance des espèces les plus héliophiles, installées en premier, aux dépens de celles qui le sont moins et qui auraient dominé en l'absence des premières. Ce processus serait le plus commun dans les successions secondaires selon DRURY et NISBET (1973) ; il correspond au modèle "inhibition" de CONNELL et SLATYER (1977) qui en distinguent deux autres : la "facilitation" quand les interactions entre groupes suivants sont positives et la "tolérance" quand les interactions sont neutres.

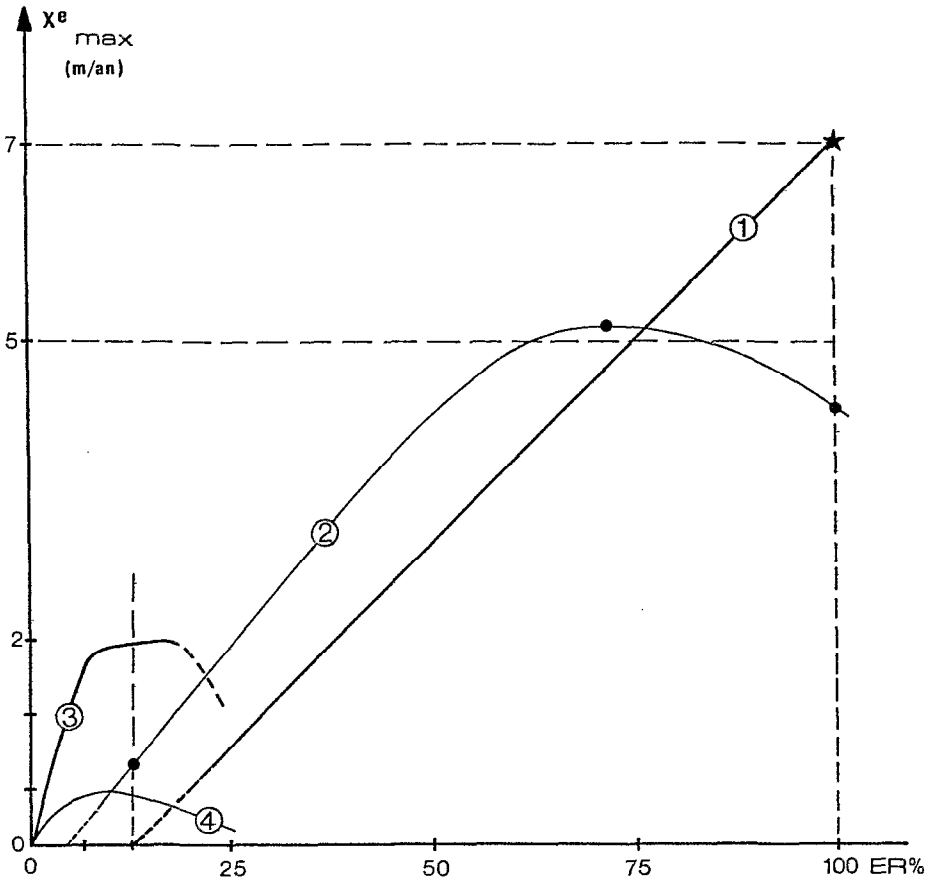


Figure 3. Vitesse de croissance maximale de trois espèces caractéristiques en fonction de l'éclairement relatif.

1 : *Trema guineensis* en recrû naturel (ALEXANDRE, 1978b).

2 : *Khaya ivorensis* en parcelle expérimentale (non publié)

3 et 4 : *Turraeanthus africana* en chablis (ALEXANDRE, 1977b), (courbe 3) et en parcelle expérimentale (courbe 4, non publié).

Le trait vertical hachuré correspond à l'éclairement sous *Trema* ($\pm 10\%$). Courbes établies à partir de quelques valeurs représentant les maxima observés, considérés comme plus représentatifs des possibilités de régénération que les valeurs moyennes.

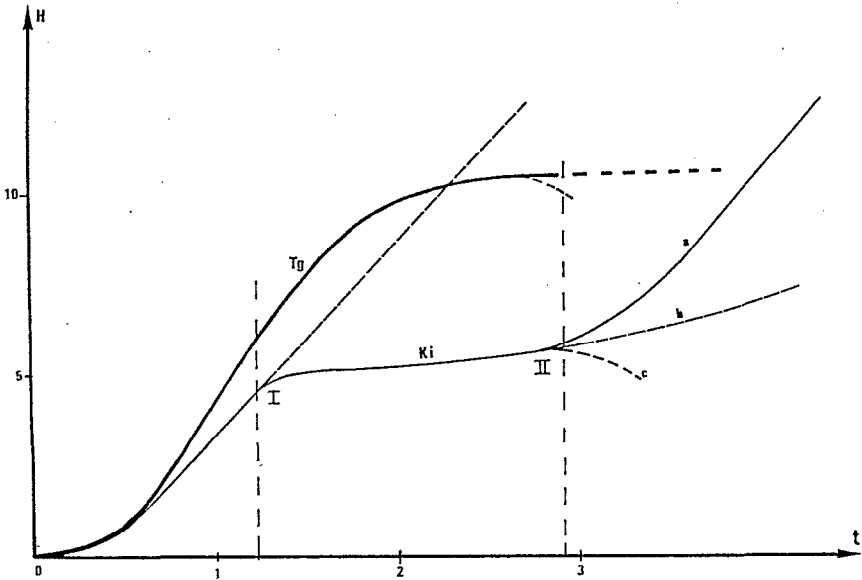


Figure 4a. Représentation schématique de la croissance en compétition de *Trema guineensis* (Tg, courbe du haut en trait gras) et *Khaya ivorensis* (Ki, trait fin).

En I, *Khaya* est surcimé et sa croissance s'en trouve ralentie.

En II, dépérissement de *Trema* : *Khaya* redémarre (a).

b : Cas où le couvert de *Trema* se maintient.

c : Cas où le couvert de *Trema* a favorisé la croissance d'espèces très tolérantes, entraînant la disparition de *Khaya*.

NIERING et GOODWIN (1974) ont démontré l'importance de la fermeture du milieu, du rôle dominant de la communauté en place : en supprimant sélectivement les arbres au profit d'espèces de faible stature, on obtient des peuplements bas et stables.

En fait, la vigueur de la compétition entre deux individus (d'espèces écologiquement voisines ou de même espèce) dépend de nombreux facteurs qui peuvent être classés en 2 catégories :

- Les ressources du milieu, dont la lumière.
- Les réactions et les besoins de la plante, variables notamment avec son âge ou son stade de développement.

Quand on envisage la compétition au sein d'un couvert, il importe donc de considérer les conditions de lumière au-dessus de la tache de régénération :

dans une petite trouée, la croissance d'un arbre "sciaphile" peut dépasser celle d'une pionnière (ALEXANDRE, 1977b et figures 2 et 3). Il faut aussi considérer l'hétérogénéité du peuplement initial. Selon la proximité ou l'éloignement des individus au départ, la compétition interviendra plus tôt ou plus tard avec des résultats différents comme nous l'avons représenté schématiquement sur la figure 4b. De plus il faut bien envisager la communauté floristique dans sa globalité : une interaction a priori négative entre une pionnière et une tolérante peut devenir positive si elle permet l'élimination d'une concurrence encore plus redoutable, avec une herbacée par exemple (voir Chapitre IV). L'effet inhibiteur des espèces héliophiles sur les tolérantes peut favoriser indirectement les espèces nettement plus sciaphiles qui n'ont de toute façon qu'un développement différé (ALEXANDRE, 1981a et infra).

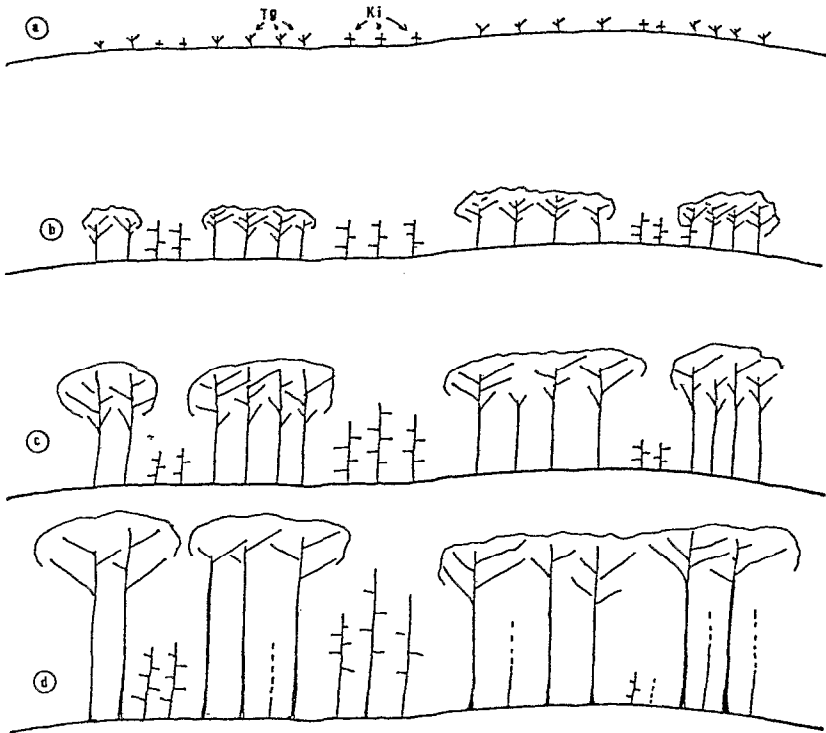


Figure 4b. Selon l'espacement initial (grand au centre du dessin, faible à gauche, encore plus faible à droite) des brins de semis d'acajou (Ki avec des feuilles horizontales) et de Trema (Tg avec des rameaux obliques), l'acajou est surcîmé et végète ou, au contraire, croît vigoureusement. Notez que le Trema forme un couvert continu horizontal.

II. 3. COMPOSITION FLORISTIQUE INITIALE ET ÉVOLUTION DU RECRU

Comme il est de règle en écologie, la nature ou l'importance d'un phénomène, ici la Composition Floristique Initiale, dépend de l'échelle d'observation aussi bien spatiale que temporelle. Si l'on envisage l'évolution à long terme d'un couvert, il est évident que l'installation des espèces sciaphiles du sous-bois ou la fragmentation des éco-unités (OLDEMAN, 1983) compliquent la dynamique qui ne peut plus être envisagée que de manière toute statistique, comme dans les modèles du type de ceux qu'ont développés BOTKIN et d'autres (cf DOYLE, 1981). Mais dans la grande majorité des cas, ce sont les conséquences locales à court et moyen terme qu'il importe de comprendre et si possible de prévoir. A cette échelle de temps, la Composition Floristique Initiale garde tout son sens.

Au niveau spatial, comme McINTOSH (1981) ou LEPART et ESCARRE (1983) l'ont rappelé avec raison, l'existence de l'un ou l'autre des types successionnels, au sens de CONNELL et SLATYER, dépend pour beaucoup de l'échelle de la perturbation.

Dans le cas d'une vaste perturbation où le sol détruit doit être reconstitué lentement par de véritables pionnières (cf le cas d'Arbocel en Guyane, MAURY-LECHON *et al.*, 1986) de même que dans le cas d'un peuplement herbacé continu qui se laisse envahir peu à peu par des ligneux à la faveur de micro-perturbations (obs. pers., non publ.), la dynamique obéit plus ou moins nettement à un modèle de type "facilitation". En revanche, la dynamique post-culturale ou celle qui suit le feu sont de celles qui obéissent le mieux au modèle "inhibition", c'est-à-dire que l'importance de la Composition Floristique Initiale y est prépondérante (LEPART & ESCARRE, *loc. cit.*). La dynamique interne à la forêt obéit, elle aussi, dans ses grandes lignes à ce modèle. En forêt comme dans une friche, ce n'est que lorsqu'une espèce dominante atteint sa taille maximale et commence à dépérir que l'espèce jusque là dominée peut devenir dominante. Le chablis est nécessaire au remplacement d'une espèce par une autre dans les deux cas. On notera toutefois qu'en forêt, il n'est pas question de différence de tempérament photosynthétique entre espèces qui se succèdent : presque toujours, une "forestière sciaphile" succède à une autre qui avait à peu près les mêmes exigences en lumière. La réussite d'une espèce plutôt que d'une autre dépend de facteurs si nombreux que certains auteurs considèrent que chaque espèce a sa "niche" propre et n'entre pas en compétition avec les autres (DOBZHANSKI, 1950 ; GODRON, 1984). Ainsi s'il y a bien inhibition de la "régénération" par le couvert en place, la succession des espèces obéit elle à cette absence de modèle que CONNELL et SLATYER nomment modèle "tolérance".

En résumé, la Composition Floristique Initiale prend un rôle prépondérant quand :

- La fermeture du milieu est rapide.
- Le sol est évolué.
- Les espèces héliophiles sont seules considérées.

Ce sont bien les conditions rencontrées en forêt ou dans les friches que nous avons étudiées. Alors, et compte tenu des réserves ci-dessus, l'évolution d'un peuplement, la succession des différentes espèces, est déterminée principalement par 3 caractères de leur cycle vital : la vitesse de croissance maximale, la hauteur maximale et la longévité ainsi que l'ont montré DRURY et NISBET (*loc. cit.*). Ces trois facteurs expliquent en effet très bien l'existence de phases physiologiques successives à partir d'une seule population initiale d'espèces héliophiles installées au même moment. Ce sont celles qui ont leur croissance initialement plus rapide qui dominent en premier. Leur disparition spontanée permet la dominance d'autres espèces plus grandes et plus durables. Les individus d'une espèce donnée peuvent rester discrets le temps que d'autres espèces à démarrage plus rapide constituent le couvert ; ils peuvent dominer à partir du dépérissement des précédentes et ensuite laisser la place à d'autres individus d'autres espèces également en attente depuis leur installation au moment de l'ouverture.

Ainsi ne considérer que l'évolution du peuplement équiennne initialement formé après l'ouverture, c'est simplifier beaucoup, mais cela permet, à condition de connaître le tempérament, la taille et la longévité des espèces locales, de prévoir les grands traits de la régénération naturelle sur une parcelle, en ne déterminant que la nature de son peuplement initial.

Est-il possible de déterminer simplement la nature de la composition floristique initiale ? La notion de potentiel floristique que nous allons développer maintenant, y répond largement.

*"Une cause très petite,
qui nous échappe, détermine un effet consi-
dérable que nous ne pouvons pas
ne pas voir, et alors nous disons
que cet effet est dû au hasard."*

R. POINCARÉ,
Science et méthode, 1903

CHAPITRE III

PERTURBATION ET EXPRESSION DU POTENTIEL FLORISTIQUE : UN MODELE

III. 1. LE POTENTIEL FLORISTIQUE

Il est bien évident que tout individu est issu d'un géniteur ; une plante qui n'est pas présente sous une forme ou une autre dans les environs de la perturbation ne peut y apparaître spontanément. Pour être présente à un moment donné une plante doit être présente ayant, à l'état actuel ou virtuel, c'est-à-dire en puissance ou encore potentiellement.

Parmi toutes les espèces qui sont, par leurs caractères écophysologiques, capables de s'implanter et de croître à un endroit, toutes ne sont pas présentes à distance de dispersion, et parmi les présentes, certaines sont fréquentes, d'autres plus rares. Ceci réduit de beaucoup le champ de variation de la composition floristique effective d'un recrû à un endroit donné, à un instant donné. Reste à savoir dans quelle mesure ce potentiel floristique peut s'observer sur le terrain, ou s'analyser, dans une optique explicative ou prédictive.

HARTSHORN (1978, 1980) utilise largement la notion de potentiel floristique et indique qu'il est, en termes de probabilité, variable selon la fréquence de l'espèce, son stade de développement, son éloignement par rapport au site et son mode de dispersion. Ajoutons que la probabilité d'arrivée,

à un endroit donné, à un instant donné, d'une espèce zoochore dont le premier semencier est éloigné d'1 km, peut dépasser celle d'une autochore ou d'une anémochore située à 100 m ; l'éléphant disperse sans doute jusqu'à 30 km (ALEXANDRE, 1978a). Pour une espèce zoochore, la présence du ou des vecteurs est à prendre en compte, et pour une anémochore, l'orientation par rapport au vent.

Le nombre de facteurs connus ou soupçonnés qui interviennent dans l'implantation, est à vrai dire élevé : présence de sites de germination, prédateurs, champignons parasites ou symbiotiques, etc... Les potentialités de présence d'une plante ne seront donc, dans le cas général, connues qu'avec un grand degré d'incertitude, mais on conçoit, et c'est là un point important, que le potentiel floristique est variable avec le site et le temps. La variabilité dans le temps est à la fois périodique (phénologie de la fructification, écésis en fonction du climat) et apériodique : évolution autogène ou allogène de la végétation. AUBRÉVILLE (1958) employait les termes de "cortège floristique hérité du passé variable en chaque lieu". On ne saurait mieux dire.

La régénération naturelle commence par la perturbation qui détruit une partie du couvert mais tout n'est pas détruit et la survie peut jouer un rôle plus grand que l'arrivée des diaspores.

Pour devenir opérationnel, le concept de potentiel floristique demande une analyse. Couramment, on utilise 2 critères :

- celui d'origine interne ou externe au site perturbé.
- celui de plante à l'état végétatif ou de repos (séminal).

Soit 4 formes de potentiels :

- Plante présente à l'état végétatif sur le site = potentiel végétatif.
- Plante présente à l'état végétatif autour du site = potentiel de lisière (BOERBOOM et WIERSUM, 1983).
- Plante présente sous forme de graine(s) dans le sol du site = potentiel séminal édaphique (seed bank).
- Plante présente sous forme d'individus sexuellement mûrs à l'extérieur du site = potentiel externe ou advectif (ALEXANDRE, 1979) pour faire état de la notion de "pression modificatrice" (AUBRÉVILLE, 1950 ; ROLLET, 1969).

Il faut noter qu'il n'y a pas de contradiction théorique dans l'appartenance, pour une espèce, à plus d'une catégorie de potentiel, contrairement au classement en tempéraments. Chaque catégorie de potentiel peut être subdivisée :

- Le potentiel végétatif selon le stade atteint par les individus rémanents (petit plant,... adulte) ou l'origine des méristèmes stimulés par l'ouverture (rejets de tête, de souche, de racine...).
- Le potentiel séminal édaphique selon la durée de survie possible des

graines dormantes ou selon leur résistance au feu, à la sécheresse...

- Pour le potentiel advectif, les divisions les plus naturelles reposent sur les modes de dispersion ; tous peuvent intervenir mais le vent et les chauves-souris sont les plus importants dans le cas des grandes ouvertures.

Ainsi en fonction des critères précédents, nous avons distingué, en forêt de Taï, 7 sous-groupes correspondant assez précisément à 7 groupes stratégiques (ALEXANDRE, 1981a), mais le plus souvent il est plus opérationnel de ne considérer que les trois formes principales qui se prêtent à une hiérarchie.

III. 2. HIÉRARCHIE DES FORMES DE POTENTIELS

- REGLE DE PRIMOGÉNITURE

L'intérêt d'envisager une ségrégation du potentiel floristique selon les critères de végétatif vs dormant, intérieur vs extérieur, est d'obtenir une hiérarchie conceptuellement homogène avec la notion de composition floristique initiale et de fermeture du milieu. Il est en effet facile de privilégier la précocité d'arrivée par rapport au " t_0 " (instant initial) de la perturbation.

Conformément au proverbe "premier arrivé, premier servi", l'individu installé à plus de chances de succès que celui qui n'est encore que graine, celui qui est sur le site plus que celui qui doit d'abord y arriver.

Potentiel végétatif > Potentiel séminal

Potentiel intérieur > Potentiel extérieur

Au total, il existe ce qu'on peut appeler une loi de primogéniture voulant que : Potentiel Végétatif > Potentiel Séminal Edaphique > Potentiel Advectif.

Le potentiel de lisière est difficile à situer du fait qu'entre deux individus présents à l'état végétatif, le plus grand prime sur le plus petit. Nous le considérerons toujours à part, le plus souvent assimilé au potentiel végétatif interne (cf infra).

III. 3. SÉLECTION PAR LA PERTURBATION : UN MODELE SIMPLE DE RÉGÉNÉRATION NATURELLE

La place que nous accordons aux groupes stratégiques forestiers structuraux, la notion de phases marquées plus qu'interrompues par l'événement ouverture et la notion de potentiel floristique, condition locale résultant du passé, permettent d'arriver à un modèle simple, à la fois déterministe et relatif, de l'évolution d'un couvert soumis à des contraintes naturelles ou agricoles.

Pour réussir, une plante doit satisfaire successivement à 3 conditions déjà considérées comme critiques par CLEMENTS (1916 *in* MACMAHON, 1981) :

- 1) Exister avant la perturbation.
- 2) Résister à la perturbation.
- 3) S'exprimer grâce à la perturbation.

Le potentiel floristique rend compte de la première condition pour l'ensemble des espèces en un lieu et à un instant donné. La deuxième condition dépend de la nature de la plante (état, physiologie, morphologie) mais surtout de l'intensité de la perturbation elle-même. La troisième dépend des ressources libérées par la perturbation mais surtout de l'écophysiologie des espèces en présence (différentiel de croissance...).

On peut exprimer ces trois conditions sous forme d'une "équation" (ALEXANDRE, 1979) :

Potentiel x Perturbation x Groupe stratégique = Composition Floristique Initiale = Régénération Naturelle, si tant est que la Composition Floristique Initiale détermine l'évolution future du peuplement.

HARTSHORN (1980), GOMEZ-POMPA et VAZQUEZ-YANES (1981) ou OLIVER (1981) envisagent, les premiers dans un cadre tropical, le dernier dans un cadre tempéré, la régénération naturelle sous un angle très proche du nôtre.

En tenant compte de la règle de priorité, exprimée au Chapitre III. 2, on peut établir l'organigramme de la figure 5

Chaque nouvelle "perturbation" ou ouverture amorce une régénération, crée localement un peuplement qui dépend à la fois des modalités de la perturbation présente mais aussi de celles qui ont précédé il y a plus ou moins longtemps et qui ont affecté les potentiels floristiques. Les espèces qui ont pu auparavant fructifier sur place ou à proximité ont enrichi le sol et le sous-bois de graines et petits plants qui éventuellement survivent encore et peuvent à présent dominer la végétation. Telle espèce, jadis absente, s'est implantée naguère et va maintenant pulluler. L'intérêt du modèle peut donc être double. On peut l'utiliser en boucle ouverte, sur un cas concret. Il peut alors orienter des choix d'aménagement et montrer des particularités locales du site, des espèces ou de la perturbation qui affineront le modèle en retour. On peut aussi l'utiliser en boucles réitérées, de façon plus abstraite, en faisant varier l'intensité, l'étendue ou la régularité (prévisibilité) (WHITE, 1979 *in* McINTOSH, 1981) des ouvertures. C'est ce que nous ferons dans les chapitres suivants.

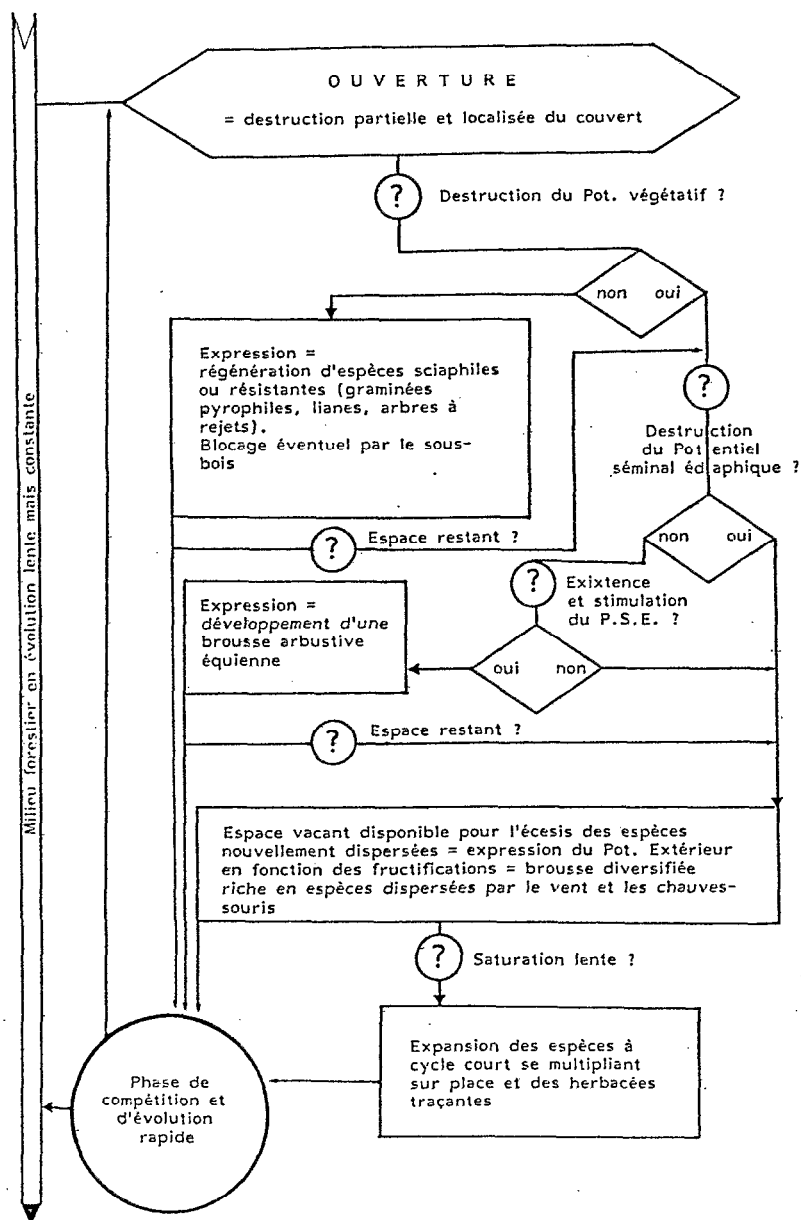


Figure 5. Organigramme de notre modèle de R.N. :

L'ouverture du couvert détermine une phase d'installation où s'expriment, dans l'ordre, le potentiel végétatif, le potentiel séminal édaphique, le potentiel extérieur et éventuellement la multiplication interne jusqu'à saturation du milieu. L'expression de chacun des potentiels répond à 3 impératifs : exister, résister, s'exprimer.

Les indications portées sur l'organigramme appellent quelques commentaires :

a) Le potentiel extérieur survit par définition à la perturbation. Le potentiel extérieur végétatif ou potentiel de lisière s'exprime toujours (pas besoin de germination), mais son importance est très variable : négligeable pour une grande trouée, son importance augmente avec le rapport longueur de lisière/surface de la trouée, qui devient très grand dans le cas des ouvertures allongées (pistes en forêt...) ou de petit diamètre. OLDEMAN (1974) ou RIERA (1983) ont montré la fermeture rapide par le haut des petites trouées. Les petits plants du sous-bois qui ont démarré à la faveur d'une petite trouée peuvent connaître une nouvelle phase de stagnation. Les brins d'espèces sciaphiles peuvent ainsi nécessiter plusieurs petites trouées successives pour arriver à prendre place dans la voûte (RUNKLE et YETTER, 1987).

b) Les individus adultes (fertiles) qui se trouveraient épargnés à l'intérieur de la surface perturbée, doivent être considérés comme faisant partie du potentiel advectif et de lisière, notamment quand la perturbation affecte une étendue limitée qui est rapidement ressaturée par les différents potentiels. Il n'est pas nécessaire d'en faire alors, comme CONNELL et SLATYER (*loc. cit.*), une catégorie à part. Mais de tels semenciers deviennent d'autant plus importants que la zone perturbée est plus vaste, avec la dilution des diaspores que cela implique. ROSS (1954) en donne un bon exemple au Ghana.

c) La perturbation a, par définition, un rôle destructeur et libérateur. Dans le cas (rare) de perturbations faibles sans potentiel végétatif, on observe un ralentissement de la régénération naturelle allant jusqu'au blocage apparent (cf Chapitre IV).

d) La dominance du potentiel séminal édaphique sur le potentiel advectif n'est pas constante. 2 cas se présentent :

1) Le potentiel séminal édaphique est absent, ce qui se rencontre dans les forêts très proches du climax (cf infra).

2) Le potentiel séminal édaphique n'est pas stimulé, notamment quand le tapis radicaire reste intact.

Le principal facteur de levée de dormance des graines du potentiel séminal édaphique est la modification spectrale mais de nombreux autres facteurs sont également en cause, notamment la pression partielle d'oxygène et de gaz carbonique, la température ou ses variations, la présence de composés stimulants (NO_3 ...) ou inhibiteurs de la germination (cf MÜLLVERSTEDT, 1963; VAZQUEZ-YANES et OROZCO-SEGOVIA, 1984 ; RIERA, 1985). Un certain remaniement du sol peut être nécessaire (SCHULZ, 1960 ; BELL, 1970 ; ALEXANDRE, 1978b ; PUTZ, 1983 ;

ROLLET, 1983), la rupture des racines qui conduisent l'infrarouge (MANDOLI et BRIGGS, 1984) joue peut-être également un rôle.

e) Dans le cas limite où un arbre proche ou éloigné fructifie et voit ses grosses graines germer juste avant une perturbation, les plantules font évidemment partie du sous-ensemble du potentiel végétatif que nous avons appelé néophytion (ALEXANDRE, 1977c) ou les Anglo-Saxons seedling bank. Ce cas illustre le passage incertain entre potentiel extérieur et potentiel végétatif ; il peut permettre la constitution d'un peuplement dense de grands arbres héliophiles qui autrement n'auraient pas résisté à la compétition avec les arbustes pionniers. Un autre cas limite est celui où le potentiel séminal édaphique a été formé de fraîche date et peut, dans ce cas, comporter des graines non dormantes.

III. 4. RELATION STRATÉGIES/POTENTIELS

Il n'y a aucun lien, a priori, entre groupes stratégiques et formes de potentiels tels que nous les avons définis. Les critères de physiologie de la graine, retenus pour définir nos groupes stratégiques, permettent une classification exclusive des espèces. La classification en tempéraments, bien qu'elle se superpose facilement à la première, en diffère par le continuum d'adaptation qu'elle comporte. Mais que l'on se réfère à l'une ou l'autre de ces deux notions, les espèces n'y appartiennent qu'à une catégorie en fonction de leurs adaptations intrinsèques, de leur écophysiologie. Au contraire, la notion de potentiel est extrinsèque. Elle définit, ou décrit, l'instant et le lieu par des listes d'espèces (et de probabilité). Une espèce peut fort bien se développer à partir de plus d'une forme de potentiel, du moins théoriquement.

En fait, dans le cas particulier des 3 groupes stratégiques dominants en forêt, il apparaît malgré tout une bonne concordance entre groupes et potentiels ; il y a, pour chaque espèce, une certaine ambiguïté nécessaire entre provenir d'un potentiel et le constituer pour la phase suivante :

- Pour survivre en sous-bois, la plantule doit être sciaphile et les espèces sciaphiles ont dans l'ensemble des graines qui sont sensibles à la dessiccation et ne peuvent germer qu'immédiatement. Les espèces typiques du néophytion ne peuvent donc participer ni du potentiel séminal édaphique ni du potentiel advectif.

- Les "pionnières" ne peuvent bien sûr ni germer ni survivre à l'ombre et donc faire partie du potentiel végétatif. Parallèlement, beaucoup sont dispersées par les oiseaux et, le plus souvent, leurs graines arrivent au sol sous une plante perchoir dont l'ombre inhibe leur germination (cf TREJO-PEREZ,

1976 ; DE FORESTA *et al.*, 1984). Certaines, comme *Trema guineensis* (VAZQUEZ-YANES, 1977), ont en outre des graines qui nécessitent une longue postmaturation. Dans les 2 cas elles ne peuvent donc faire partie du potentiel advectif (cf infra).

- A l'inverse, la dispersion aléatoire par le vent ou l'absence de dormance sont des caractères favorables pour les plantes du potentiel advectif car elles permettent la colonisation rapide de sites imprévisibles. C'est pourquoi parmi les plantes qui parviennent à s'installer de l'extérieur sur un site déjà perturbé, on rencontre beaucoup d'anémochores (héliophiles tolérantes) et peu d'espèces à dormance primaire. La meilleure stratégie, pour une héliophile forestière, c'est d'investir dans la pérennité de l'adulte et non celle des graines dans le sol (ALEXANDRE, 1982e).

Il y a de plus une étroite corrélation entre l'ordre de priorité des 3 potentiels et leur degré de résistance à l'intensité de la perturbation. Une plante est plus sensible à l'état végétatif qu'à l'état de graine dormante protégée par le sol et plus sensible sur place que hors de la zone perturbée.

Enfin il y a également une relation entre potentiel et récurrence des perturbations d'une zone donnée. L'importance du néophytion est fonction de la fermeture du couvert, de la présence des arbres sciaphiles dans le voisinage et de l'intégrité de la faune pollinisatrice et vectrice. Les graines dormantes dans le sol finissent par disparaître si elles ne sont pas renouvelées. Les arbres jeunes et/ou héliophiles rejettent plus souvent que ceux qui sont vieux et/ou sciaphiles. L'abondance des rejets après coupe est donc le signe de perturbations récentes et le plus souvent répétées, ayant opéré une sélection parmi les espèces locales.

Au total, dans le cas des espèces ligneuses structurales de Côte-d'Ivoire, il y a concordance entre potentiel végétatif/espèce sciaphile, potentiel séminal édaphique/espèce "pionnière" héliophile stricte, potentiel advectif/espèce tolérante (cf Tableau 5).

Ceci aura notamment pour conséquence que toute modification durable dans la fréquence et l'intensité des perturbations dans une région, peut entraîner des changements de flore très importants ; on n'a pas dérivé mais basculement de l'équilibre successional quand les perturbations s'accroissent en fréquence et en intensité avec une évolution inverse très difficile.

L'augmentation de fréquence ou d'intensité des perturbations favorise des espèces à fort pouvoir colonisateur (espèces à "stratégie r" selon PIANKA, 1970) dont l'impact sur le potentiel floristique augmente à chaque cycle, tandis que les espèces plus "climaciques", au faible taux de reproduction, voient à la fois leur nombre diminuer et leurs conditions de vie se dégrader. Si le régime de perturbations est stable, comme c'est le cas dans les forêts

régulièrement essartées, il y a enrichissement du potentiel floristique en espèces les plus adaptées à survivre, ce qui sur le plan écologique peut être considéré comme favorable au maintien de la fertilité. Mais en général, plus le tapis végétal est "résistant", plus il s'oppose à l'évolution progressive. La "savanisation" agricole en zone forestière est un exemple frappant d'évolution quasi irréversible décrit par BUDOWSKI (1956), CONKLIN (1957) et bien d'autres. Nous en avons esquissé le mécanisme par ailleurs (ALEXANDRE, 1977a, 1986 et ci-après).

	Forêt mature	Forêt secondaire	Brousse haute	Brousse basse
Potentiel végétatif	Dryades = Forestières sciaphiles ex. <i>Turraeanthus afric.</i> et géantes zoochores ex. <i>Thieghemella heckelii</i>	Rejets de souche ex. <i>Albizia zygia</i>	Grandes herbacées pérennes ex. <i>Panicum maximum</i>	Herbacées traçantes ex. <i>Paspalum conjugatum</i>
Potentiel Séminal Edaphique	Pionnières longévives ex. <i>Nauclea diderichii</i>	Pionnières éphémères ex. <i>Trema guineensis</i>	Sous-arbustes pionniers ex. <i>Solanum torvum</i>	Adventices sclérochores ex. <i>Amaranthus spinosus</i>
Potentiel Advectif	Géantes anémochores ex. <i>Khaya ivorensis</i>	Nomades zoochores ex. <i>Pycnanthus angolensis</i>	Ligneuses lianescentes ex. <i>Eupatorium odoratum</i>	Adventices pogonochores ex. <i>Emilia sonchifolia</i>

Tableau 5 : Liaison entre groupes stratégiques et potentiels floristiques en zone forestière de Côte-d'Ivoire.

Comme le souligne RICHARDS (1973b), le simple bon sens indique qu'il ne peut y avoir retour au climax que si l'ensemble des espèces qui caractérisent ce stade existent encore. Mais la régénération, ce n'est pas seulement survivre, c'est aussi pouvoir arriver sur un site, y trouver des conditions favorables à l'installation et plus tard à la reproduction. Pour les espèces "forestières", chacun des stades dépend de tout un cortège biotique (disperseurs, symbiotes, pollinisateurs...) qui reste encore à décrire. Ces espèces sont arrivées à un point d'évolution tel que nulle part ailleurs qu'en forêt elles ne trouvent de meilleures conditions pour leur reproduction. Ceci est un des facteurs de la lenteur du retour au climax, sur laquelle nous reviendrons au Chapitre V. 3.



Photo 3. Défrichage. Ce recrû dense à *Trema guineensis* fait suite à un défrichage mécanisé de la forêt semi-décidue à Divo.

Toutes les germinations de *Trema* proviennent de graines stockées dans le sol où elles se conservent peut-être jusqu'à une trentaine d'années. La graine de *Trema* a une coque très dure, elle résiste à la chaleur et peut être disséminée par les oiseaux. Elle requiert une post-maturation prolongée et les graines nouvellement dispersées ne peuvent pas germer. La graine possède une dormance photosensible qui lui interdit de germer tant que le sol est recouvert de végétation. On reconnaît, mêlés à *Trema*, des individus isolés de *Ceiba pentandra*, *Solanum torvum*, *Carica papaya*, *Ricinus dendron heudelotii* tous issus de graines dormantes dans le sol, ainsi que les rejets de plusieurs lianes. Là où le sol est profondément décapé (plus de 5 cm), il n'y a aucune germination.

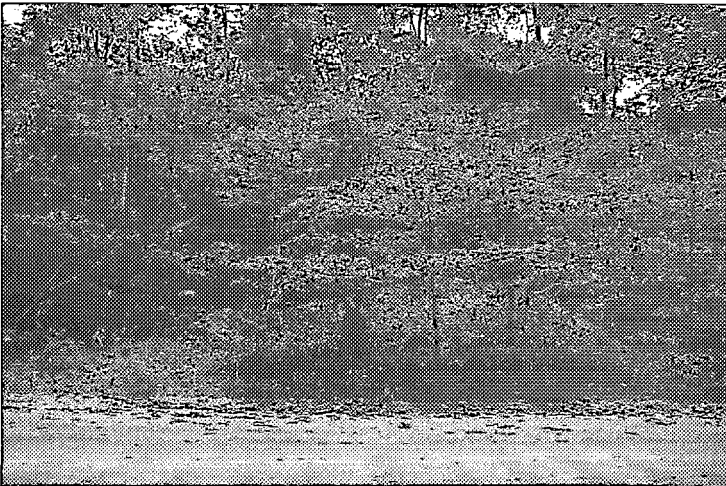


Photo 4. Petit peuplement pur de framiré sur une butte de remblai en bordure de la piste "A.D.K." entre Zagné et Soubré.

Le framiré (*Terminalia ivorensis*) est un très grand arbre dont on reconnaît le port caractéristique en étages (modèle d'Aubrville). C'est un arbre à croissance rapide qui donne un des bois les plus recherchés de la forêt de Côte-d'Ivoire. Sa graine ailée se conserve bien au sec et requiert un bon contact avec le sol pour germer. Sous les framirés, on voit une strate graminéenne à *Panicum laxum* qui doit sa continuité à la multiplication végétative par stolons. Ces deux espèces doivent leur succès ici à l'absence de toute compétition initiale avec une végétation préexistante ou avec un recrû issu de graines dormantes dans le sol. Le framiré, répandu mais isolé dans la forêt, peut former des peuplements denses à l'emplacement d'anciens villages.

*"9 ananas qui sont en train de mûrir
5 fleurs de giroton et un mûr
des piments, des haricots
des aoura dans deux arbres
des régimes de bananes pas mûrs
des papayes vertes
dans mon jardin plein de chose
on ne peut plus bouger
Marc ALEXANDRE (7 ans)*

CHAPITRE IV

QUELQUES EXEMPLES D'INTERACTIONS STRATÉGIE * POTENTIEL * PERTURBATION

Nous avons vu que la régénération naturelle peut être appréhendée à grands traits en imaginant le devenir de la composition floristique initiale qui résulte de l'interaction : stratégie x potentiel x perturbation, chaque espèce devant, avant de pouvoir réussir, remplir 3 conditions :

- exister
- résister
- s'exprimer.

Trois exemples vont nous fournir une illustration et indirectement une preuve de la validité du modèle à chacun de ces trois niveaux.

IV. 1. L'ÉTAT DE SURFACE EN CHABLIS

Les chablis présentent une grande hétérogénéité interne selon que la surface du sol est plus ou moins profondément décapée ou, au contraire, recouverte de matériaux vivants ou morts. Pratiquement tous les chablis présentent au minimum deux situations selon qu'on se trouve à l'endroit qui fut ombragé par la couronne de l'arbre avant sa chute (zone proximale, OLDEMAN, 1974), ou au contraire à l'endroit de la chute du houpier (zone distale).

Nous distinguerons, à l'intérieur du continuum de perturbation, 6 classes aboutissant à 6 faciès différents.

a) Le sol est enlevé sur une épaisseur importante par le basculement d'un arbre à racines profondes. Il est fréquent de voir des culées de 50 à 75 cm d'épaisseur. Dans ce cas, il faut bien évidemment distinguer la butte de la dépression provoquée par le basculement de la culée. La butte semble favorable à certaines espèces (PUTZ, 1983) ; RIERA (1985) y note l'abondance particulière de *Cecropia obtusa* en Guyane. D'une manière générale, ce biotope particulier est peut-être plus favorable aux pionnières à système racinaire mixte ou secondaire qu'aux espèces (comme *Trema*) à système primaire (KAHN, 1977 in KAHN *op.cit.*). La dépression semble au contraire rarement colonisée : la compaction, la pauvreté chimique du sol, voire sa toxicité (aluminium libre) sont peut-être en cause (ALEXANDRE, 1981a).

b) Le sol est décapé ou perturbé sur une épaisseur très faible, inférieure à 5 cm. Ce cas s'observe lors du basculement d'arbres à systèmes radiculaires très superficiels, surtout en bas-fonds. C'est celui qui favorise le plus la germination des graines du sol quand elles sont présentes. D'après nos recherches (ALEXANDRE, 1978b), seuls les 5 premiers centimètres de sol renferment une quantité notable de graines. Cette observation a été confirmée par de nombreux travaux. Cependant, CHEKE *et al.* (1979), ainsi que HOPKINS et GRAHAM (1983), trouvent des graines profondément enfouies. L'absence de redistribution notable des graines en profondeur est à rapprocher de la rareté relative des vers de terre dans la plupart des forêts tropicales ou à leur mode de vie qui les inféode à un horizon étroit. Les termites et les fourmis terricoles détruisent sans doute plus qu'ils ne transportent.

L'importance d'une légère perturbation du sol pour le déclenchement de la germination des graines du potentiel séminal édaphique a été plusieurs fois signalée (cf III.3.). Notons que pour HOPKINS et GRAHAM (1984), la perturbation du sol est surtout destructrice de graines. (cf supra).

c) Le sol est simplement complètement mis à nu. Ceci peut s'observer dans les très grandes trouées qui sont exceptionnelles. C'est dans ces conditions qu'on peut voir les brins préexistants d'espèces sciaphiles disparaître grillés, ou tout du moins végéter à la merci de parasites qui dans des conditions plus favorables pour la plante n'auraient pu se multiplier.

L'implantation des graines nouvellement apportées, surtout des anémochores, est favorisée par un bon contact avec le sol minéral. L'écécis est meilleure là où le sol est nu, notamment là où une légère pente freine l'accumulation de litière. Quand la litière est présente, les graines peuvent germer lors d'un épisode pluvieux mais le plant se dessécher dès que les pluies s'ar-

rêtent. Un tapis dense de racines vivantes est certainement également défavorable à l'écécis de nombreuses espèces. Ceci explique sans doute, au moins partiellement, l'important gradient de réussite des semis en lisière. La disparition de nombreux brins consécutive à une période sans pluie peut certainement aussi expliquer l'augmentation des germinations, constatée après les épisodes secs (ALEXANDRE, non publ.). La libération d'un espace favorable aux germinations est donc vraisemblablement un des facteurs sélectifs qui expliquent le pic marqué de fructification en fin de saison sèche chez les anémochores. Elles ont en effet ainsi le maximum de probabilité de tomber dans un chablis récent, car c'est en fin de saison sèche, avec les vents violents, et en début de saison des pluies, qu'on observe les chutes d'arbres les plus fréquentes (ALEXANDRE, 1980a).

d) Le sol ne subit aucune perturbation et conserve son couvert de litière et de petits plants sciaphiles. C'est la situation typique de la zone proximale dans un petit chablis. Si les conditions lumineuses sont suffisantes, les petits plants préexistants d'espèces sciaphiles peuvent démarrer et devenir adultes. Il arrive cependant fréquemment, comme il a déjà été signalé, qu'après une période de relative clarté au sol qui permet un démarrage de croissance, le couvert de la voûte se referme en entraînant une nouvelle phase de stagnation du sous-étage.

e) Le sol se recouvre de matériaux ligneux morts. C'est la situation typique dans la zone distale des chablis, à l'emplacement du houpier. Le sous-bois disparaît, écrasé par les branches le plus souvent encore couvertes de feuilles au moment de leur chute. Localement, le sol est déchiré par les chicots des branches cassées. A l'emplacement de ces déchirures, des pionnières peuvent apparaître. Ailleurs, après une période souvent longue nécessaire pour que le bois mort se décompose, le recrû sciaphile se réinstalle. Les espèces dispersées par les rongeurs qui affectionnent ce genre de biotope sont favorisées (*Turraeanthus africana*, *Octoknema borealis*, *Blighia welwitschii*,...).

f) Le sol se recouvre de matériaux vivants. C'est ce qui se produit quand un houpier couvert de lianes feuillées tombe au sol. Il se peut, dans ce cas, que les feuilles restent vivantes, au moins un certain temps. La régénération est alors complètement bloquée. Normalement les lianes, trop ombragées, ne tardent pas à mourir ou à perdre leurs feuilles sauf si elles réussissent à trouver un support pour regagner la voûte. On se trouve alors ramené au cas précédent.

Un blocage complet peut par contre s'observer quand le chablis permet à une plante sciaphile du sous-bois de se multiplier et de former ainsi un écran durable, et plus ou moins difficile à franchir, pour la régénération. Les peuplements de *Scaphopetalum amoenum* décrits par MANGENOT (1955) et GUILLAUMET (1967), ont probablement cette origine. L'hypothèse d'une

éventuelle émission de substances allélopathiques par cette espèce a été infirmée par BERTAULT (1986). Il est à noter que, comme *Scaphopetalum amoenum*, beaucoup d'arbustes (*Rinorea spp.*, *Angilocalyx*,...) et d'herbacées du sous-bois (Zingibéracées, Marantacées...) ont la faculté de drageonner ce qui facilite la création de tels peuplements (ALEXANDRE, 1979 et non publ.).

Ce premier exemple montre comment le potentiel séminal édaphique peut exister et résister mais ne pas toujours s'exprimer en fonction de micro-différenciations au sein d'un chablis.

IV. 2. LE FEU D'USAGE AGRICOLE

Le feu est d'un usage quasi général dans les régions peu ou faiblement peuplées des tropiques humides qui ont conservé une agriculture extensive. Comme tout autre facteur, le feu a un effet différent selon son intensité et selon le milieu où il se produit.

Le rôle du feu est très complexe mais globalement positif quand la pression anthropique reste faible (NYE et GREENLAND, 1960, 1964 ; ALEXANDRE, 1977a, 1986). L'effort, l'art pourrait-on dire, des agriculteurs consiste à obtenir le feu le plus intense possible (CONKLIN, 1957 ; STROMGAARD, 1984). Mais les causes d'hétérogénéité sont nombreuses : le feu brûle mal en lisière, quand les matériaux sont mal disposés, là où le sol est très humide, quand la saison sèche est peu marquée,...

Là où le feu est trop faible (voire nul), non seulement les cultures ne produisent pas mais, qui plus est, la régénération forestière s'en trouve ralentie. C'est ce que nous avons pu constater à plusieurs reprises en visitant en compagnie de CH. DE NAMUR des parcelles très anciennes qui n'avaient jamais plus été cultivées. Quand il ne s'agissait pas de parcelles attachées à un mauvais sort, l'on rencontrait toujours une végétation dense d'espèces sciaphiles de petite taille qui avait pris le dessus à la suite d'un mauvais brûlis. Ceci nous renvoie au dernier cas envisagé à propos des chablis (Chapitre IV.1.f). Il y a un véritable blocage de la régénération analogue à celui décrit par NIERING & GOODWIN (*loc. cit.*) ou GUILLAUMET (*op. cit.*).

Là où le feu est exceptionnellement intense, toute végétation est bien évidemment détruite. Les agriculteurs mettent à profit ces zones stérilisées de toutes graines ou parasites pour des cultures délicates comme des tomates ou du tabac.

Là où le feu est courant, il contribue à faire disparaître les plantes à l'état végétatif et opère une sélection parmi les graines du potentiel séminal édaphique. La résistance au feu est, à notre avis, surtout fonction de la profon-

deur à laquelle les graines sont enfouies, ce qui leur permet d'échapper à la chaleur, et de leur taille qui permet à la tigelle d'atteindre la surface du sol. Les graines de *Trema guineensis* (*T. micrantha* en Guyane) sont bien résistantes au feu, de même que celles de plusieurs Solanées (piment, morelle noire, physalis), d'une Cucurbitacée à la fois comestible et médicinale : *Momordica charantia*, celles du papayer, de *Cleome rutidosperma* ou d'*Oxalis barrelieri*, etc. Toutes sont relativement volumineuses. In situ DE ROUW (com. pers.) trouve que le feu accélère la germination des graines résistantes sans affecter leur taux de germination. In vitro, nous avons montré chez *Trema guineensis* (ALEXANDRE, 1978b) et sur le papayer (ALEXANDRE, 1988) une absence d'effet de la chaleur jusqu'à un seuil au-delà duquel la graine est tuée. VAZQUEZ-YANES (1974, 1981) a décrit la levée de dormance par la chaleur de plusieurs espèces dont le Balsa (*Ochroma lagopus*). HLADIK (1970) explique l'abondance de *Didymopanax morototoni* dans les formations régulièrement brûlées de Panama, par la résistance au feu de la graine. En Australie, FLOYD (1976) montre que le feu peut stimuler la germination des graines du sol au point de gêner les espèces sylvicoles.

La sélection opérée par le feu dans le potentiel séminal édaphique est essentielle pour l'agriculture car elle ralentit l'envahissement par les adventices et contribue ainsi au maintien de l'état boisé. Naturellement, il ne peut y avoir de sélection que parmi ce qui existe (potentiel). C'est ainsi que les essarts taillés dans une forêt vierge ou une forêt secondaire très ancienne, sont naturellement indemnes de mauvaises herbes mais que les arbustes héliophiles y sont aussi rares. LESCURE (1987) note dans les recrûs de la région de Trois-Sauts en Guyane, l'abondance des *Inga*, la présence en faible quantité de *Cecropia obtusa* et l'absence du *Cecropia sciadophylla* qui est, sur la côte, une des espèces les plus caractéristiques des recrûs (PREVOST, 1982). Les graines volumineuses et dénuées de dormance des *Inga* (PONCY, 1984) sont dispersées par les Indiens qui apprécient le goût sucré de la pulpe qui les entoure tandis que *Cecropia obtusa* est dispersé par les chauves-souris, contrairement au *C. sciadophylla* (CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, 1986) et peut donc parvenir dans la trouée dénuée de perchoir du champ après sa création.

En Côte-d'Ivoire, DE NAMUR (1978b) a étudié une parcelle anciennement cultivée, située en pleine forêt, qui était très caractéristique tant par la rapidité du retour à la forêt que par l'abondance des grands arbres héliophiles. Si les arbustes pionniers, indirectement favorisés par le feu, contribuent au maintien de l'état boisé quand les herbacées apparaissent, ils gênent par contre la croissance des grands arbres héliophiles quand eux seuls sont en présence. Quand l'anthropisation est très faible, un brûlis très

intense peut donc contribuer à accélérer le retour à l'état forestier en diminuant encore le nombre des pionnières déjà rares dans le sol. La pratique du "boucan" (double brûlis) est donc justifiée dans la situation, inconnue en Côte-d'Ivoire, où se trouvent les Wayampi de Guyane.

Le feu n'a plus du tout la même justification quand le raccourcissement des jachères conduit au remplacement des arbustes pionniers par de grandes herbacées pérennes et autres géophytes (MITJA et HLADIK, 1989) dont la souche résiste au feu, ainsi qu'il est dit infra, au Chapitre IV.3.e.

Le feu apparaît au total comme un agent de sélection du potentiel séminal édaphique. Faible, il reste sans effet notable. Moyen, il sélectionne parmi le potentiel séminal édaphique et le potentiel végétatif. Ce faisant, il favorise indirectement la fraction résistante. Très fort, il élimine tout potentiel interne et favorise donc la fraction externe du potentiel. Répété, et nécessairement peu intense, il permet l'extension d'espèces à multiplication végétative.

IV. 3. UN GRADIENT D'ANTHROPISATION

Si l'homme est actuellement, et de loin, le principal agent de transformation du milieu, l'anthropisation n'en demeure pas moins, dans sa complexité, difficilement quantifiable.

Au long de ce qui précède et ailleurs (ALEXANDRE, 1981a, 1982c, 1984, 1986), nous avons montré comment des perturbations croissant en intensité ou en fréquence, conduisent, avec des phénomènes de "seuil", à des dynamiques de reconstitution différentes. Si nous présentons ici une sorte de synthèse de l'anthropisation vue sous l'angle des potentiels floristiques, c'est surtout afin de faciliter des comparaisons avec d'autres éclairages ou d'autres milieux...

a) La forêt vierge

Le degré "zéro" de l'anthropisation c'est bien entendu son absence, avec une importante réserve toutefois : existe-t-il des forêts "vierges" ?

L'homme étant absent, les perturbations naturelles se produisent sous la forme de chablis et de phénomènes plus exceptionnels. Elles sont suffisamment rares et variables (RIERA et ALEXANDRE, 1988) pour que le potentiel séminal édaphique reste à un niveau très bas et conserve sa diversité (voir Chapitre V. 1). Parmi les pionnières rencontrées, beaucoup ont leurs graines apportées au moment de l'ouverture (cycle à faible densité de MARKS, 1974).

b) La forêt parcourue par une population de chasseurs-cueilleurs ne créant pas de clairières

Peu différent du degré zéro, ce cas pourrait être celui de la forêt où vivent encore les Pygmées de Centrafrique (MOTTE, 1980 ; BAHUCHET, 1986). L'homme ici ne crée pas de trouées capables de stimuler le dynamisme végétal, il crée cependant, pour ses campements, des vides en sous-bois qui restent longtemps visibles (GUILLAUMET, com. pers.) et doit jouer un rôle plus diffus, mais important, en raréfiant les animaux de chasse et en dispersant involontairement certaines espèces. A long terme cela doit modifier la composition floristique de la forêt et, partant, sa structure et donc tout son dynamisme.

Les Pygmées étaient certainement présents en Côte-d'Ivoire il y a un peu plus d'un siècle et leur disparition totale est considérée par MANGENOT (1956) comme la preuve que leurs conquérants ont été partout, modifiant la forêt d'autant.

c) La forêt parcourue par une population itinérante pratiquant la culture de courte durée

A l'instar de JEAN (1975), nous distinguerons les populations itinérantes, pratiquant une agriculture sans retour sur les parcelles cultivées, des essarteurs sédentaires qui rebrûlent selon un cycle souvent précis des parcelles déjà cultivées auparavant, fertilisées par la "jachère" forestière. Le mot "jachère", par opposition à "friche", désigne une technique agricole efficace destinée à éliminer les adventices et restaurer la fertilité du sol pour le remettre en culture ultérieurement (SIGAUT, 1985).

Les champs, de la taille de très grands chablis, favorisent la régénération des espèces héliophiles (cf supra). Le potentiel séminal édaphique qui se constitue dans les premiers temps de la régénération, a le temps de disparaître avant la prochaine perturbation naturelle ou anthropique. Le feu intense contribue à l'amoindrissement du potentiel séminal édaphique au profit du potentiel advectif.

Si l'on estime à 30 ans la durée de vie maximale des rares pionnières et à une longueur équivalente la survie de leur graine dans le sol, ce faible degré d'anthropisation se maintient tant que l'intervalle entre deux mises en culture reste supérieur à 60 ans, ce qui est comparable à la fréquence naturelle des trouées en forêt.

La colonisation a mis fin, au début du siècle, à l'itinérance des populations de Côte-d'Ivoire mais on peut trouver un exemple de forêt parcourue, avec les populations indiennes Wayampi du sud de la Guyane (GRENAND et HAXAIRE, 1977 ; LESCURE, 1987, ...).

d) La forêt essartée

Nous pouvons prendre comme exemple la forêt de Taï exploitée par les Oubi (DE ROUW et ALEXANDRE, 1985). A la différence du cas précédent, la population est sédentarisée et pratique une remise en culture régulière des champs qui ont bénéficié d'une période de jachère traditionnellement voisine de 12 ans.

Le retour régulier sur les parcelles, à un intervalle de temps nettement plus court que celui qui sépare deux chablis au même endroit en forêt, favorise la constitution d'un potentiel séminal important et particulier (friches à *Macaranga hurifolia*, chez les Oubi). Les espèces les plus sciaphiles tendent à disparaître et les grands arbres héliophiles se raréfient considérablement du fait de la concurrence précoce avec les pionnières. Les quelques individus qui réussissent à s'implanter et se maintenir suffisamment longtemps participent aux stades préforestiers (KAHN, *op.cit.*).

Le couvert dense de pionnières favorise en revanche l'implantation d'espèces à grande amplitude écologique, ni héliophiles ni vraiment sciaphiles, généralement zoochores et de taille moyenne dont on pourrait prendre pour type *Pycnanthus angolensis* ou *Uapaca guineensis* (ALEXANDRE, 1977a). Ces deux "nomades sciaphiles" sont extrêmement répandues dans les forêts africaines et ont servi à MANGENOT (1955), SCHNELL (1952b) et d'autres, pour désigner des unités phytosociologiques. Elles sont la trace de l'emprise humaine, du passé agricole, partout présent en Afrique (LEBRUN et GILBERT, 1954 ; RICHARDS, 1956).

e) Les brousses dégradées

Trop raccourcie, la jachère ne peut plus jouer son rôle (il faudrait alors parler de "friche"). Lors de la remise en culture, les herbacées sont encore présentes et leurs graines infestent le sol (= évolution du potentiel séminal édaphique). Le feu, faute de combustible, sera insuffisant pour les éliminer. Les arbustes pionniers n'ont pas eu le temps de se développer et de reconstituer leur potentiel séminal édaphique. Les adventices gênantes pour les cultures seront donc présentes dès le début et obligeront à de fréquents sarclages, par lesquels seront éliminés, sauf précautions particulières, les jeunes semis d'arbres déjà raréfiés.

Avec le feu et les sarclages qui se répètent, on voit les plantes à souches résistantes prendre une part croissante dans la végétation : c'est la reprise d'importance du potentiel végétatif. Il est complexe, avec des plantes épargnées par le fer et le feu comme les palmiers (*Elaeis guineensis*), des arbres comme les *Albizia* qui rejettent facilement, des herbes pérennes et des lianes souvent pourvues de racines tubérisées (cf Chapitre IV. 2).

Le potentiel séminal édaphique continue à évoluer. Les densités de graines dépassent couramment $10^4/m^2$. Ce sont des graines dans l'ensemble de plus en plus petites (HARPER *et al.*, 1970) d'espèces herbacées en majorité sclérochores (OPLER *et al.*, 1977). Le potentiel extérieur prend une importance relative moindre. Là aussi les graines sont dans l'ensemble de plus en plus petites, qu'elles soient dispersées par les oiseaux, les chauves-souris, le vent ou l'homme lui-même (fréquence des épizoochores comme *Paspalum conjugatum* et *Desmodium spp.*, ALEXANDRE, 1984).

On remarque qu'à ce stade d'anthropisation, la naturalisation d'espèces allochtones devient facile et rapide (ex : l'extension rapide, en Côte-d'Ivoire, d'*Eupatorium odoratum* et de *Solanum verbascifolium*, ALEXANDRE, 1982a).

f) Les cultures permanentes

Avec la mise en culture permanente, on sort du cadre de notre étude. Jusqu'ici nous avons en effet considéré une dynamique végétale discontinue en 3 phases:

- 1 : Constitution du potentiel.
- 2 : Ouverture du milieu, sélection et expression du potentiel.
- 3 : Croissance et compétition.

Si l'on considère que la phase "1" se déroule en même temps que la phase "3", il reste 2 phases séparées par un événement majeur : l'ouverture du milieu. Dans le cas d'une agriculture permanente, le milieu reste toujours plus ou moins ouvert. C'est une des causes de sa fragilité et, comme nous l'avons souligné ailleurs (ALEXANDRE, 1986), l'agriculture permanente n'est possible que quand l'homme arrive à contrôler l'ensemble des facteurs du milieu par l'apport d'engrais, l'irrigation, la lutte contre les adventices et autres ennemis des cultures. Ainsi les herbicides ont beaucoup fait reculer la flore adventice ; seules subsistent les espèces les plus résistantes et on note, actuellement, parallèlement au recul des espèces annuelles avec ou sans dormance (potentiel séminal édaphique et advectif), une extension des espèces pérennes (potentiel végétatif).

A la limite de l'intensification, la dynamique de la végétation, à moins d'abandon, se limite à la plante cultivée ; c'est la simplification extrême de l'agrosystème. Mais à ce stade d'intensification, la complexité réapparaît, à une autre échelle, avec la construction d'un paysage spécialisé avec ses champs, ses routes, ses réserves forestières, ses haies et vergers, etc... On a en négatif, une situation comparable à celle du début : là la clairière était isolée au sein d'un ensemble vaste et continu de forêt ; ici, c'est le bouquet forestier qui est isolé au milieu des champs. Le chemin ouvert dans la forêt a maintenant son parallèle dans la haie ou le simple alignement d'arbres en bordure de routes ou de

QUELQUES EXEMPLES D'INTERACTIONS STRATÉGIE

champs. L'homme se charge de conserver et de disséminer les espèces qui l'intéressent : à lui seul il contrôle manifestement l'ensemble de la dynamique végétale.

Nous résumons sur le tableau 6 le passage d'un stade d'anthropisation à un autre, descriptible en termes de développement ou de restriction des diverses formes de potentiels.

Degré d'anthropisation	Aspect	Forme de potentiel floristique			
		Mode d'exploitation	P. végétatif	P. séminal édaphique	P. extérieur
0	Forêt «vierge»	Couvert presque continu piqué de très nombreuses petites trouées. Ça et là des trouées importantes. Cours d'eau interrompant la végétation	Rôle essentiel avec les arbres «sciaphiles»	Rôle divers. La densité des graines est faible (100/m ²). Présence de quelques arbres parfois de grande taille	Grands arbres héliophiles en faible densité + espèces pionnières vraisemblablement sans dormance
1	Cueillette	id.	id.	id.	id.
2	Agriculture itinérante	Multiplication des trouées de taille relativement importante, souvent le long des cours d'eau mais pas à proximité immédiate	Rôle faible	id.	Place accrue des grands arbres héliophiles
3	Essart	Damier de forêt secondaire à des stades divers (en couronne village) + forêt intacte sur certains sommets et le long des cours d'eau	id.	Rôle déterminant avec sélection et multiplication d'arbustes pionniers adaptés au cycle cultural local	Place importante des arbres à tempérament «tolérant»
4	Brousse	Végétation basse piquetée d'arbres, souvent des palmiers	Rôle important : herbes pérennes, arbres pyrophiles, arbres à rejets, lianes à tubercules	Herbacées et à cycles courts. Densité très élevée des graines (10 ⁵) dont des petits arbres	Espèces herbacées épizoochores et anémochores Zoochores diverses
5	Agriculture permanente	Paysage «artificiel» avec parfois réserves forestières, haies, vergers, etc. Exploitation des bas-fonds	Maintien des adventices pérennes	Forte baisse des adventices annuelles	Place prépondérante de la «culture»

Tableau 6 : Seuils d'anthropisation analysés en termes de développement ou de restriction des 3 formes de potentiel floristique

*"The destruction in modern times of
a forest that is millions of years old is a
major event in earth's history."*

P.W. RICHARDS, 1973

CHAPITRE V

QUELQUES POINTS EN QUESTION

Malgré l'extrême complexité du monde tropical, nous avons montré que quelques considérations très simples permettent d'établir un modèle général de la régénération naturelle. Nous avons validé ce modèle en montrant qu'il permet d'expliquer une série de situations sortant largement du contexte qui a servi à le bâtir. Il reste à replacer ce modèle dans son cadre d'origine ivoirien pour en dégager les spécificités.

V. 1. PLUIE DE GRAINES OU TRACES DU PASSÉ ?

Comme l'a récemment souligné WHITMORE (1983), le problème de la distinction entre arrivée des graines a posteriori (seed rain) dans les trouées ou de leur présence a priori à l'état de graines dormantes dans le sol, est un des plus importants et des plus mal résolus. SYMINGTON (*loc. cit.*) l'avait déjà soulevé et il est bien illustré par la controverse qui a opposé CHEVALIER à AUBREVILLE alors qu'ils partageaient des vues en fait très proches.

AUBREVILLE (1947), qui fut l'un des premiers à mettre en parallèle les peuplements monospécifiques de parasolier avec la présence de leurs graines dans le sol, écrit que la dominance locale de telle ou telle espèce des "brousses secondaires" est largement le fait du hasard. Il souligne qu'il faut rechercher l'origine phylogénétique de ces espèces dans des milieux particuliers, en particulier les bords de cours d'eau et, qu'inconnues dans la forêt primaire, elles se répandent du fait des défrichements.

AUBREVILLE a été critiqué par CHEVALIER (1948) pour qui la présence d'un abondant recrû monospécifique est la marque d'une secondarisation passée : "En réalité, écrit-il, cette forêt de la Mamba, où il a fait l'observation (de graines dans le sol) est secondaire et les graines ne devaient être dans le sol que depuis quelques années. Une trouée faite dans une forêt primaire, loin d'un peuplement de *Musanga*, n'aurait rien donné d'analogue. En forêt primaire les *Musanga* n'existent en effet que dans les peuplements marécageux...". Je cite car il est intéressant de constater que CHEVALIER partageait en fait l'opinion de AUBREVILLE qui ajoutait en effet : "Revenons au cas du Parasolier. Ses régénérations miraculeuses en forêt apparemment primaire sont dues à la préexistence de graines "dormantes" dans l'humus, mais ces graines, d'où viennent-elles ? On peut concevoir que les animaux, les oiseaux surtout, les répandent un peu partout ; cependant, la grande densité des semis sur certaines surfaces rend une autre hypothèse vraisemblable, c'est qu'un peuplement de Parasolier existait autrefois sur l'emplacement de la soi-disant forêt primaire actuelle, qu'il a disparu dans l'évolution normale des brousses secondaires, laissant sur place une fructification abondante qui, dans l'ombre, a attendu l'éveil donné au hasard d'un nouveau défrichement". Pour AUBREVILLE comme pour CHEVALIER les espèces pionnières sont donc bien normalement absentes du cœur des forêts primaires.

BUDOWSKI (1963, 1965), avec son expérience des forêts méso-américaines de Panama et du Costa-Rica, considère les grands arbres héliophiles longévifs et souvent décidus eux aussi comme étrangers au climax et originaires de zones climatiques plus sèches que celles où ils deviennent composantes des forêts secondaires. Selon lui, ces grands arbres peuvent, grâce en partie à leur grande longévité, sembler faire partie du climax local mais n'y régénèrent pas.

D'autres auteurs jugent possible la régénération de ces arbres héliophiles en forêt dense humide et BUDOWSKI lui-même se rallie plus tard à cette idée (1970). Ainsi VAZQUEZ-YANES (1980), comme MANGENOT (1956), n'estime pas nécessaire d'aller chercher l'origine des espèces cicatricielles dans des biotopes marginaux : la fréquence des chablis en forêt est suffisante pour permettre le cycle reproducteur de ces cicatricielles et le fait qu'elles régénèrent en clairière explique suffisamment leur caractère xérophile. VAZQUEZ-YANES insiste sur l'efficacité des moyens de dispersion des arbustes héliophiles et table sur la pluie continue de graines en se basant largement sur les observations de TREJO-PEREZ (1976) qui trouve des graines de *Trema micrantha* dans le tube digestif de 25 espèces d'oiseaux capturées en forêt primaire. Mais les arguments de VAZQUEZ-YANES ne prouvent rien quant aux forêts climaciques. En effet les forêts du

Yucatan, où travaille cet auteur, sont de basse stature et peuvent fort bien avoir reconquis d'anciens défrichements précolombiens. L'occupation maya a laissé, dans cette région, des traces bien nettes (LUNDELL, 1938). Leur nature primaire peut donc être mise en doute comme celle de la grande majorité des forêts africaines où le passé humain expliquerait, selon LETOUZEY (1968) et KAHN (*op. cit.*), l'abondance des grands arbres héliophiles.

Ceci pose un des aspects du problème des forêts "primaires" : l'influence, la trace de l'histoire et de l'environnement peuvent être invisibles dans la végétation actuelle mais bien présentes dans le potentiel floristique, notamment le potentiel séminal édaphique. Le danger de "pollution" du potentiel séminal édaphique en forêt dense par la proximité de peuplements secondaires a été récemment souligné par PUTZ et APANNAH (1987) ainsi que DE ROUW et VAN OERS (1987).

Il se trouve que presque toutes les études sur la dynamique des forêts tropicales ont été faites dans des forêts secondaires (exemple Barro Colorado, KNIGHT, 1975a et b) ou à proximité immédiate de zones secondarisées (exemple San Carlos de Rio Negro, UHL *et al.*, 1981, 1982a et b) ou au minimum à proximité d'une route. Dans ce dernier cas, l'effet dépend beaucoup de l'espèce comme le montrent DE FORESTA et PREVOST (1986).

Le problème peut être reposé sous une forme plus analytique :

1) Les espèces de pionnières font-elles partie de la forêt primaire, leur biologie est-elle compatible avec l'importance et la fréquence des trouées dans ce type de forêt ?

2) Quelle part des graines de pionnières dormantes dans le sol provient d'une dispersion à longue distance sous un couvert d'où les semenciers peuvent être absents (seed rain) et quelle part provient d'une dispersion à courte distance, sous et autour des arbustes du temps de leur vivant (seed shadow) ?

A la première question, on peut répondre, en suivant CHEVALIER, et pour la Côte d'Ivoire, par la négative ainsi qu'on va le voir.

Dans la région de Taï, on trouve, dans la zone proche des campements, des recrûs complexes, riches en *Macaranga hurifolia* et nombreux autres pionniers dont *Musanga cecropioides*. Plus loin, en forêt intacte, *Macaranga barteri* domine puis fait place à *Xylopia aethiopica* qui disparaît dans l'intérieur de la forêt où l'on voit des recrûs lianescents à *Uvaria afzelii* ou herbacés à *Aframomum spp.* (cf BONNIS, 1980 ; ALEXANDRE, 1981a) et de nombreuses autres espèces, apparemment pionnières et "sciaphiles" comme *Crotonogyne catervifolia* dont l'écologie semble particulièrement intéressante.

Avec la disparition (ou grande raréfaction) des pionnières typiques, c'est

le nombre de graines dans le sol qui diminue quand on s'éloigne des zones perturbées. Ainsi que le remarquent DE ROUW et VAN OERS (*loc. cit.*), il y a très peu de graines sous la forêt intacte, moins de 100/m² toutes espèces confondues, alors qu'on en compte 1 000 à 10 000 sous recrû jeune.

Il n'y a pas d'espèces typiquement secondaires dans les chablis de la forêt de Taï, bien qu'elle ait été parcourue et cultivée naguère, alors qu'elles sont présentes au Banco, forêt considérée par CHEVALIER (1948) comme secondaire et qui par sa faible étendue, met les chablis à moins de 3 km d'une lisière fortement anthropisée (NIERSTRASZ et ALEXANDRE, 1982). Ici, dispersion et histoire sont difficiles à démêler.

D'autres exemples en Côte-d'Ivoire illustrent le même phénomène. Ainsi nous avons pu observer lors de la percée de la "piste A.D.K" reliant Zagné à Soubré, un recrû de bord de route composé d'espèces forestières, coupé çà et là de petites taches monospécifiques d'espèces pionnières diverses, banales ou actuellement rares dans les recrûs agricoles comme *Piper umbellatum*, *Phyllanthus discoideus*, *Croton aubrevillei*, assez fréquemment *Nauclea diderichii*, etc... Parfois ce sont des taches d'espèces héliophiles non pionnières comme *Terminalia ivorensis*. Ces taches font penser à une présence antérieure, à leur emplacement, d'un semencier "accidentel", ce qui conduit à la deuxième question : quelle est la part de la dispersion à courte distance et de la dispersion à grande distance dans la reproduction des arbres pionniers au sein de la forêt dense ?

Dans le cas de *Trema guineensis*, l'analyse de la distribution spatiale de la densité des graines en forêts secondaires évoluées à Adiopodoumé et Divo, conduit à considérer la dispersion à grande distance comme marginale (ALEXANDRE, 1978 et non publié). En effet la moitié des graines tombent sous l'arbre, l'autre moitié est dispersée dans un rayon approximatif d'une quarantaine de mètres. Un très faible pourcentage peut être dispersé à grande distance et être à l'origine d'individus isolés en forêt dense... qui pourront être eux-mêmes à l'origine d'une multiplication sur place selon les deux modes de reproduction décrits par MARKS (1974) dans une forêt non tropicale.

Sans une perturbation importante, la reproduction des individus isolés est très aléatoire : beaucoup possèdent en effet des attributs liés à la vie en peuplement tels que dioécie ou anémophilie... Les chablis suffisamment grands pour permettre l'installation et a fortiori la reproduction des pionnières sont relativement rares en forêt comme l'a montré DENSLOW (1980b) mais cependant plus fréquents en forêt évoluée qu'en forêt secondaire jeune (BROKAW, 1987). Le maintien, même localisé, au-dessus du seuil d'extinction, dépend soit d'une longévité suffisante de l'espèce au sein de la structure forestière, ce qui suppose une taille comparable à celle des espèces

de la voûte, soit d'une survie prolongée des graines dans le sol.

Malgré la température élevée et l'humidité constante qui règnent dans le sol de la forêt tropicale, beaucoup d'espèces y trouvent des conditions favorables à la conservation de leurs graines (ROBERTS, 1972 ; CASTRO ACUNA et GUEVARA, 1976 ; HOPKINS et GRAHAM, 1987). Celles de *Cecropia obtusa* et de *C. sciadophylla* (HOLTHUIJZEN et BOERBOOM, 1982) et de *Carica papaya* (ALEXANDRE, 1988) se conservent dans le sol 4 ans au moins. Il semble bien que celles de *Trema guineensis* puissent attendre au moins 30 ans (ce qui est la durée de survie chez *Prunus pennsylvanica*, MARQUIS, 1975) mais les preuves formelles font défaut.

Le cas où la reproduction des pionnières se ferait par dissémination directe de chablis à chablis est envisageable si la dispersion des graines est limitée aux seuls chablis, ce qui peut se produire s'il y a une ornithochorie assez stricte. Dans le cas contraire, les modèles de dispersion de MACARTHUR et WILSON (1967), applicables en assimilant les chablis à des îles, montrent une diminution de la densité de graines fonction exponentielle du carré de la distance à la source, en d'autres termes rapidement voisine de zéro.

Dans une forêt dense, on pourra donc admettre deux cas possibles :

- soit la dispersion directe, sans dormance des graines, de chablis en chablis,
- soit une dispersion des graines en forêt et intervention de mécanismes de dormance avec, dans ce cas, une dispersion limitée autour des semenciers et éventuellement extinction de l'espèce si elle ne se maintient pas suffisamment longtemps en vie. Le cas de *Trema guineensis* est à ce titre particulièrement exemplaire, comme nous l'avons souligné supra.

Mais aussi homogène qu'il puisse paraître, le groupe des pionnières n'est pas moins complexe que les autres. A côté des espèces, comme *Trema guineensis*, à dormance photoblastique, qui sont certes les plus caractéristiques, il en existe à dormance thermorégulée (VAZQUEZ-YANES et OROZCO-SEGOVIA, 1984) et d'autres encore dépourvues de dormance, peut-être celles qui ont évolué comme épiphytes (MANGENOT, 1955) et parmi lesquelles le genre *Ficus* tient une grande place. On peut avancer l'hypothèse que c'est dans ce groupe d'espèces d'arbres de petite taille, zoochores, plus ou moins héliophiles mais sans dormance, qu'on trouve de nombreuses espèces cicatricielles des forêts denses absentes ou rares dans les formations anthropiques où elles sont peut-être soumises à une dessiccation excessive. Leur pouvoir de multiplication est peut-être aussi limitant. Ce sont des espèces que l'on rencontre fréquemment en lisière comme *Macaranga heterophylla*, *Crotonogyne chevalieri*, *Cola spp...* en Côte-d'Ivoire, ou *Achorneopsis spp.*, *Pourouma spp...* en Guyane. Cette hypothèse aurait

l'avantage de résoudre ce qu'on pourrait appeler le paradoxe de la discontinuité des caractères de la régénération naturelle.

V. 2. DISCONTINUITÉ DES CARACTÈRES VITAUX EN RELATION AVEC LE GRADIENT DE PERTURBATION

Au Chapitre I, nous avons montré que nos trois groupes stratégiques s'ordonnaient de façon régulière et continue pour tous les caractères relatifs à la photosynthèse. Des forestières sciaphiles aux pionnières héliophiles, en passant par les géantes anémochores tolérantes, la taille des graines et des plantes, la vitesse de croissance ou la résistance à l'ombrage,... (cf Tableau 2) varient régulièrement. En revanche, d'autres caractères du cycle vital de nos groupes sont discontinus et/ou varient de façon irrégulière. Le groupe intermédiaire des tolérantes est ainsi celui chez qui nous trouvons la stature la plus élevée et la dissémination la plus faible et la moins spécialisée (anémochorie vs zoochorie). Si les premiers caractères donnent une place logique aux espèces tolérantes dans les trouées "moyennes", les caractères discontinus ou irréguliers doivent faire penser que la réalité est plus complexe.

On observe en Côte-d'Ivoire, comme dans les autres forêts tropicales (BAZZAZ, 1984), une priorité dans l'expression des potentiels en fonction du diamètre des trouées, de l'importance des perturbations : Potentiel végétatif > Potentiel séminal édaphique > Potentiel advectif (Fig. 6a), c'est-à-dire, en suivant la relation mise en évidence au Chapitre III. 4 entre potentiel et stratégie : Sciaphiles > Héliophiles strictes (pionnières) > Héliophiles tolérantes (Fig. 6b). Une certaine logique écophysiological voudrait que l'on trouve les espèces tolérantes dans les clairières moyennes et les héliophiles strictes dans les plus grandes. Il y a donc un certain paradoxe.

Les remarques faites au Chapitre V. 1 lèvent en partie ce paradoxe dans le cas des forêts denses les plus isolées. Dans celles-ci en effet, l'ordre d'expression des potentiels pourrait s'écrire : Potentiel végétatif > Potentiel advectif tolérantes > Potentiel advectif héliophiles. Ou en classant les potentiels en fonction de la distance de dispersion : Potentiel immédiat > Potentiel proximal > Potentiel distal, avec, comme corollaire, une corrélation entre la distance de dispersion et le degré d'héliophilie. Une telle liaison a été mise en évidence en Guyane par FORGET (1988).

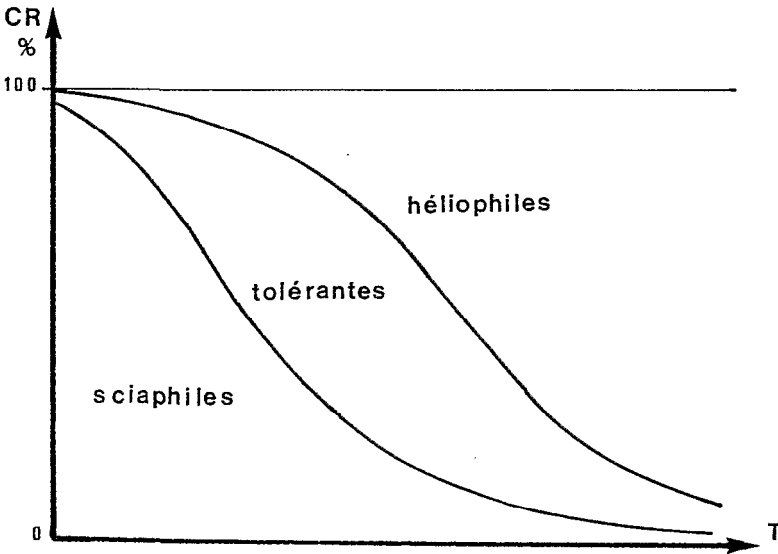
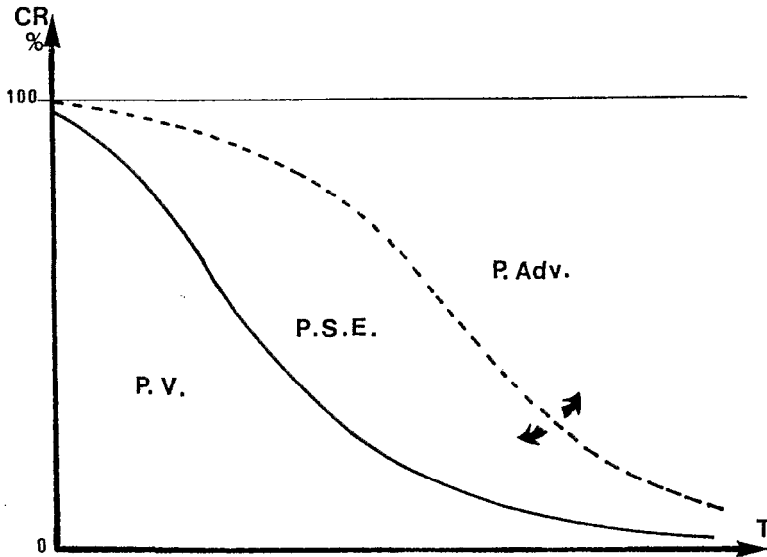


Figure 6. Contribution relative (CR) des trois formes de potentiel (fig. 6a) et des différents tempéraments (fig. 6b) selon la taille (T) des trouées. En 6a, la part relative du Potentiel Advectif et du Potentiel Séminal Edaphique varie selon l'état du sol (ALEXANDRE, 1980). La situation représentée sur la fig. 6b est contradictoire avec celle de la fig. 6a. Non rencontrée en Côte-d'Ivoire, elle se rencontrerait en Guyane (RIERA, 1983).

L'ordre de priorité "Potentiel végétatif > Potentiel séminal édaphique > Potentiel advectif" soutend d'autres contradictions. Par exemple, pour la hauteur des arbres, la priorité est : grands > petits > très grands. Pour la longévité, bien qu'avec une large incertitude : grande > petite > très grande. Pour la dispersion déjà évoquée, mais ici dans le cas général : moyenne > très bonne > faible. Pour ce dernier point, l'incertitude provient non pas du manque de connaissances sur l'écologie des espèces mais bien sur l'importance écologique des "exceptions".

Pour les pionnières, et surtout pour les grandes anémochores, la règle est une dispersion à faible distance mais un faible pourcentage de graines peut être entraîné très loin du semencier (WHITMORE, 1975 ; ALEXANDRE, 1979). Pour les espèces "forestières", la distance de dispersion dépend, et de la forêt considérée, et de l'espèce subjectivement considérée comme caractéristique. Observant la régénération naturelle en forêt du Banco, nous avons pris comme type *Turraeanthus africana*, espèce le plus souvent faiblement dispersée (rongeurs), assez comparable à *Pentaclethra macroloba* étudié par HARTSHORN (1972) au Costa Rica, ou à *Eperua falcata* étudié en Guyane par FORGET (*op. cit.*), toutes deux autochores. Il n'est pas douteux que si nous avions connu la forêt de Taï avant celle du Banco, nous aurions considéré comme typique une espèce loxodontochore telle que le géant *Tieghemella (Dumoria) heckelii* ou encore le très fréquent *Parinari excelsa*, var. *holstii*. *Parinari*, et les autres loxodontochores en général, est très grand, très bien dispersé, germe lentement (plus de 6 mois) et ne semble pas capable d'endurer des ombrages aussi denses que *Turraeanthus*. La croissance de *Parinari* s'améliore rapidement quand l'éclaircissement augmente mais ne semble pas atteindre les valeurs observées chez *Turraeanthus* ou *Tarrietia utilis* (ALEXANDRE, 1982e).

V. 3. LE RETOUR AU CLIMAX

On ne peut décemment conclure une étude sur la régénération naturelle en forêt sans évoquer la question du retour au climax. La question peut toutefois paraître hors de propos ici, tant elle a été déjà débattue. HEWETSON (1956) souligne les variations "aléatoires" de la régénération naturelle qui ne peut donc conduire qu'à un polyclimax. En dehors même de cette notion, on peut se demander s'il existe en Afrique des formations forestières suffisamment évoluées pour être qualifiées de climaciques : l'homme a été présent partout (RICHARDS, 1956, 1973a) et les variations climatiques ont été rapides et importantes (AUBREVILLE, 1962, 1964) alors que la reconquête de la forêt serait très lente (JONES, 1945, 1956).

Dans cette étude, qui se veut essentiellement pratique, nous définirons le retour au "climax" non pas comme un retour à cet état final hypothétique de l'évolution du couvert jusqu'à l'équilibre avec le climat, mais comme la régénération des potentialités de départ. Une végétation complexe, diversifiée, ne se montre pas particulièrement adaptée à résister aux entreprises humaines, c'est-à-dire à pouvoir les subir sans modification durable de la structure ou de la composition. Au contraire la forêt mature est très fragile comme l'ont souligné GOMEZ-POMPA *et al.* (1972) et beaucoup d'autres depuis (*e.g.* BRENTSKY *et al.*, 1973 ; FUTUYMA, 1973 ; HORN, 1974 ; SASTRE, 1980 ; BOERBOOM et WIERSUM, 1983...). Mais par sa diversité, le "climax" est préadapté à répondre à un maximum de situations différentes (RICHARDS 1973b). Aucun groupe stratégique agressif n'y domine et on y trouve sur un espace restreint l'ensemble des espèces qui sont adaptées à la grande diversité et au hasard des perturbations : des héliophiles et des sciaphiles, des espèces exigeantes et d'autres tolérantes à la richesse en humus, à la qualité physique des sols, etc. Le climax est le résultat d'un renouvellement du milieu (OLDEMAN, 1983) qui permet sa diversité (CONNELL, 1978). C'est cette concentration spatiale de stratégies diverses que nous considérons comme un climax dynamique satisfaisant.

La vitesse d'évolution de la végétation dépend de beaucoup de paramètres à commencer par la simple existence, la survie, des espèces tant animales que végétales. Quand les forêts reposent sur des sols pauvres, la perte de certains éléments minéraux normalement recyclés peut bloquer la reconstitution. C'est notamment le cas dans la majeure partie de l'Amazonie où la déforestation peut en outre entraîner des modifications du cycle de l'eau néfastes au retour de la forêt (SIOLI, 1979). La raréfaction des animaux disséminateurs peut freiner considérablement la régénération (*e.g.* RABOR, 1981 ; MIQUEL et HLADIK, 1984...) surtout si les espèces sont plus ou moins étroitement inféodées à un seul animal comme c'est le cas avec l'éléphant (ALEXANDRE, 1978 ; BRAMACHARY, 1980 ; MERZ, 1981 ; LIEBERMAN *et al.*, 1987). Le facteur le plus important de ralentissement de l'évolution de la végétation est peut-être la végétation elle-même. Le blocage des "forestières" par les pionnières dans les grands chablis a été signalé par KRAMER (1933 *in* RICHARDS, 1952). Le blocage de la succession par les herbacées stimulées par des engrais a été montré par HARCOMBE (1977). TRACEY (1985) note le blocage de la succession par le *Lantana* introduit en Australie...

En Côte-d'Ivoire, KAHN décrit un premier blocage précoce par les lianes dans les peuplements monospécifiques dépérissants (KAHN, 1980) et un second blocage à un stade plus avancé (préforestier). A ce second stade, l'évolution vers le stade forestier peut être retardée par plusieurs vagues

successives de "secondaires tardives". Au sein des cohortes des espèces qui forment le dais du stade préforestier, certains individus n'ont pas trouvé les conditions de leur plein développement mais ils survivent jusqu'à ce que la mort des individus du dais leur laisse l'opportunité de les remplacer, maintenant ainsi un stade floristique peu évolué (KAHN, 1982). On notera que pour une même espèce la durée de vie est inversement corrélée à la vitesse de croissance.

En forêt de Taï (forêt sempervirente à *Eremospatha macrocarpa* et *Diospyros mannii*, GUILLAUMET et ADJANOHOON, 1971), la présence d'espèces comme *Detarium senegalense* pourrait, selon GUILLAUMET (1967) être une relique d'une forêt plus sèche. Dans cette forêt, les études de HUTTEL (1977) puis de VOOREN (1979) montrent une différenciation remarquable selon la toposéquence : les sommets de collines y portent des arbres à nette affinité xérophile. Cette répartition peut s'expliquer par divers facteurs, notamment pédologiques, mais il est tentant d'y voir aussi la trace relictuelle de la période sèche, relativement proche, où la forêt se limitait aux bas-fonds et aux plateaux (cf DUGERDIL, 1970). Les arbres, par leur longévité notamment, pourraient s'être opposés au changement de flore plus efficacement que la végétation herbacée des pentes a priori plus fermée mais facilement éliminée une fois investie. Les sommets, d'autre part, sont exceptionnellement mis en culture. Or, comme l'a montré SPICHIGER (1975) dans la zone du "V baoulé", les champs favorisent l'avancée de la forêt. Si notre analyse est juste, la dynamique forestière, en absence d'intervention humaine, serait effectivement plus lente que l'évolution climatique, comme le pensait JONES (*loc. cit.*), d'où la relativité de la notion de climax.

D'une manière générale, l'ouverture du couvert, quand elle reste "douce" et respecte les facteurs de "fertilité", permet le développement d'une végétation en meilleur équilibre avec les conditions climatiques du moment que la végétation qu'elle remplace, si celle-ci s'auto-entretient, comme dans le cas des formations herbacées dérivées qui se perpétuent grâce au feu ou, à l'inverse, de certaines forêts reliques témoin d'un passé plus humide (*e.g.* SCHNELL, 1952b). C'est ce que OLDEMAN (*in HALLE et al.*, 1978, p. 376) appelle l'"anticipation". La destruction du couvert en permettant l'expression de la "régénération" au sens de ROLLET (1969) a ici son véritable rôle de "moteur de la sylvigénèse" (OLDEMAN, 1979).

L'ouverture est bien une perturbation du peuplement mais le mot "perturbation" doit être pris dans le sens de "crise", c'est-à-dire de phase critique "caractérisée par un changement subit et généralement décisif en bien ou en mal" (Dictionnaire Le Robert, 1967) et non de dérangement ou de dérèglement. C'est la distinction que fait McINTOSH (1981) entre "disturbance" et "perturbation".

V. 4. L'OUVERTURE CONTROLÉE : APPLICATIONS DU MODELE

On a coutume de dire que "l'art du forestier c'est de contrôler la lumière". Il serait plus exact de dire "contrôler l'ouverture". L'intensité de l'éclairement n'est qu'un des aspects de l'ouverture du milieu, celui qui correspond à l'ouverture du couvert et détermine la croissance, tandis que la notion d'ouverture du milieu implique aussi les possibilités d'installation ou de germination. L'ouverture contrôlée, au bon moment et à la bonne intensité, peut permettre d'orienter la dynamique du couvert, de lui conférer une composition et surtout une structure conciliant un usage présent et des potentialités futures. Les premiers résultats obtenus par notre équipe en Guyane dans deux expériences le confirment déjà largement.

Dans la première expérience à but sylvicole, initiée par J.P. LESCURE, on a montré qu'une éclaircie sélective dans un jeune recrû après défrichement papetier permet d'assurer la survie et la croissance d'une pionnière à vie longue : *Goupia glabra*. Cette espèce technologiquement recherchée disparaît normalement au cours de l'évolution du recrû en absence de dégagement (LACOSTE et ALEXANDRE, 1988). Dans la deuxième expérience, à but agrosylvicole, on a obtenu un pâturage sous ombrage d'espèces intéressantes en intervenant précocément sur un recrû après défrichement et culture traditionnels (ALEXANDRE, 1984, LE BERRE et BARTHES, 1988). Là aussi, le traitement a consisté en une destruction sélective d'une partie des individus du recrû mais, contrairement à l'expérience précédente où le dégagement ne porte que sur une liste définie de pionnières "agressives" et laisse l'ensemble du recrû intact, ici le traitement consiste à détruire tous les ligneux sauf ceux qui peuvent être utiles à plus ou moins long terme. Il s'agit d'un "non-désherbage sélectif" selon l'expression de MESSIAEN.

En fait les deux expériences restent très semblables puisque la seule opération culturale consiste à ouvrir le couvert pour libérer une partie du peuplement restée jusque là en attente. Cette réserve de plantés utiles qui occupe une fraction réduite de l'espace et des ressources, est une des clefs de la réussite écologique d'une agroforêt (OLDEMAN, 1981 ; MICHON, 1985). Une bonne gestion du milieu consiste à préserver à tout moment ce potentiel qui permet d'éviter les à-coups dans la dynamique, les périodes de mise à nu totale si préjudiciables au maintien de la fertilité sous climat équatorial.

Bien sûr cela implique de sacrifier un peu du rendement immédiat au profit des brins de réserve qui sont la garantie des rendements futurs. Dans l'expérience sylvicole sur le goupier décrite plus haut, d'autres espèces que le goupier ont bénéficié du dégagement, notamment quelques tiges de *Bagassa tiliifolia* et de *Carapa procera* et surtout des *Inga spp.* qui, très discrets dans

le jeune recrû, se classent parmi les plus grosses tiges à l'âge de 6 ans, sans doute grâce à leur pouvoir fixateur d'azote.

Une bonne gestion du milieu implique aussi nécessairement une connaissance suffisante du groupe stratégique des plantes qu'on veut favoriser. Pour reprendre l'exemple ci-dessus, le goupî est une pionnière bien que sa taille et sa longévit  soient grandes. Il r g n re   partir du potentiel s minal  daphique et sa sylviculture doit n cessairement en tenir compte.

Bien des  checs des tentatives d'enrichissement sylvicoles obtenus avec les "foresti res sciaphiles" sont dus   la m connaissance de leur strat gie. Ces esp ces adapt es au r gime de perturbation minimal de la for t ont des besoins bioc notiques et  cophysiologiques difficiles   satisfaire. Pour les favoriser, il n'est d'autre moyen que d'accro tre la lumi re mais ce faisant on risque de favoriser aussi des groupes antagonistes. Sur le plan  cophysiologique, il importe de respecter le r gime lumineux de la trou e : forte lumi re   midi et ombre matin et soir. Au mieux ceci s'obtient avec les layons nord-sud qui permettent  galement de cr er, comme dans un chablis, un fort gradient d'augmentation de la lumi re avec la hauteur. Les nomades sciaphiles, surtout si elles pr sentent une tendance   la gr garit  dans le "milieu naturel", seront au contraire de bonnes candidates   la sylviculture.

Les g antes an mochores, pour lesquelles le forestier africain aura une attention particuli re, sont des esp ces qui ne redoutent rien tant que la comp tition. Pour le reste on peut les consid rer comme peu exigeantes, voire accommodantes. Qu'elles proviennent de zones climatiques s ches ou non, elles trouvent leur place soit dans les for ts tr s peu perturb es, soit au contraire l  o  la v g tation a  t  totalement d truite comme   l'emplacement des villages abandonn s. Par d finition, les for ts peu perturb es sont en dehors du champ de la sylviculture et il serait par ailleurs dangereux de pr coniser une destruction compl te de la v g tation dans les zones   boiser. La solution pratique consiste   mettre   profit les caract res utiles du groupe des pionni res normalement antagoniste .

Les arbres pionniers,   la r g n ration souvent al atoire et au bois trop l ger, ne peuvent pas, comme tels,  tre jug s int ressants par le forestier. De plus leurs peuplements denses peuvent faire obstacle   la croissance des essences les plus pr cieuses. Cependant,   mesure que l'ouverture du milieu augmente, les risques de savanisation s'accroissent et les arbres pionniers sont les meilleurs garants du maintien ou du retour rapide   l' tat bois . En s'assurant avant toute intervention en for t de l'existence d'un riche potentiel s minal  daphique d'arbres pionniers, on prend une assurance contre une transformation irr versible du milieu. Apr s ouverture, une fois que le couvert pionnier s'est bien install , il est possible de l' claircir suffisamment pour introduire des esp ces tol rantes et assurer leur croissance.

*La nature, pour être commandée,
doit être obéie".*

BACON, Novum Organum, 1620

CONCLUSION

En Côte-d'Ivoire, dans les exemples étudiés, les différences qu'il peut y avoir entre dynamique interne de la forêt et succession post-culturale apparaissent plus quantitatives que qualitatives. Ceci est largement lié à de nombreuses similitudes notamment d'échelles : évolution étudiée sur quelques années seulement et dimensions des champs et des chablis qui se recourent. Les uns et les autres sont inclus, noyés, dans un ensemble uniformément hétérogène de végétation forestière. Les sols y sont au départ évolués, l'abandon du champ se faisant avant la détérioration de ses capacités physico-chimiques. Dans tous les cas, l'écécis y est limitée par l'espace disponible, les "safe sites" de HORN (1981), plus que par la rareté des diaspores si bien que la dynamique interne intra trouée y paraît négligeable en regard de l'évolution du peuplement initial.

Il y a chez les arbres (comme d'ailleurs chez les herbacées) un continuum dans les adaptations au niveau lumineux, mais par contre des discontinuités marquées quant à la physiologie des graines et à leur mode de dispersion. Ceci nous a permis de dégager trois grandes stratégies chez les espèces structurales ou espèces ligneuses constituantes (parfois transitoires) de la voûte. Ces trois groupes correspondent assez bien aux classiques "tempéraments" des forestiers.

La correspondance avec les trois stratégies de GRIME (1977) ou avec les trois "modèles" successionnels de CONNELL et SLATYER (1977) est intéressante mais non directe (Tableau 7). En effet, sauf chez les héliophytes strictes (pionnières) toujours exposées au plein ensoleillement, les conditions de croissance comme les besoins changent avec l'âge ou le stade.

Nous avons établi nos "types stratégiques" sur la base d'espèces considérées comme caractéristiques et représentatives. Cela permet de couvrir l'ensemble du cycle et des caractéristiques mais présente bien entendu le poids du subjectif. Aucune espèce n'est équivalente à aucune autre et nous négligeons des groupes entiers de plantes pourtant importantes comme celui des lianes et des espèces véritablement sciaphiles. Nous n'avons d'ailleurs que

CONCLUSION

des données très fragmentaires sur les racines, la biologie florale, l'éco-physiologie...

Groupe stratégique Ce travail	Tempérament des forestiers	Stratégie GRIME 1977	Modèle CONNELL & SLATYER 1977
Forestière sciaphile	Sciaphile	Compétitive	Facilitation
Géante anémochore	Tolérant	Tolérante	Tolérance
Pionnière	Héliophile	Rudérale	Inhibition

Tableau 7 : Analogies entre diverses conceptions trinitaires des stratégies végétales.

Malgré tout, nous pensons avoir dégagé un modèle qui permet de prévoir les grands traits de la régénération naturelle sur de petites parcelles et sur un laps de temps compatible avec les techniques actuelles de mise en valeur. La simplicité du modèle, qui lui confère son intérêt, provient de l'analogie observée entre groupes stratégiques et potentiels floristiques. Cette bonne concordance est en partie liée à la faune de disséminateurs locale et notamment à la relative rareté des chauves-souris frugivores, vectrices d'espèces héliophiles.

Que ce soit au niveau de l'espèce ou du peuplement, la régénération naturelle apparaît comme discontinue, comme une succession dans le temps de phases initialisées par l'ouverture du peuplement. Chaque phase peut se résumer par un verbe exprimant un changement d'état de la plante (autécologie) et un nom résumant une grande notion écologique opérant au niveau du peuplement (synécologie)(Tableau 8). En détruisant au bon moment une partie limitée du peuplement, il est possible d'orienter les processus dynamiques, de les accélérer ou de les freiner.

		Phases	
		synécologiques	autécologiques
Dispersion	}	Potentiel	Exister
		Ouverture	Résister
		Ecésis	S'exprimer
Germination		Compétition	Gagner { Croître Multiplier

Tableau 8 : Résumé sémiotique des différentes phases de la R.N.

L'ouverture est bien l'événement majeur de la dynamique, le "moteur de la sylvigénèse" (OLDEMAN). L'ouverture ne détruit pas tout mais sélectionne, libère ressources et espaces, stimule ou freine les survivants ce qui permet la grande complexité des structures observées. La destruction d'une partie des éléments du peuplement est nécessaire à l'expression d'autres éléments. Vie et mort sont indissolublement liées et il apparaît que dans l'échelle des perturbations les organismes qui bénéficient les premiers de l'ouverture du milieu sont aussi ceux qui disparaissent en premier quand l'intensité de la perturbation croît.

A l'échelle de la parcelle, la végétation réagit aux ouvertures d'autant mieux que celles-ci obéissent à une certaine constance. Si un changement progressif intervient, le potentiel de cicatrisation évolue et s'adapte...

L'explosion d'un groupe stratégique aux dépens des autres sera souvent jugée défavorable par l'utilisateur. Cet envahissement par une espèce est un signe de déséquilibre et de mauvaise utilisation du milieu mais dans bien des cas, il préserve en fait la fertilité du sol. Plutôt que de contrarier les réactions de la végétation, il faut les juger souhaitables, apprendre à connaître les mécanismes de la régénération naturelle pour les mettre à profit. En bref, adapter les techniques aux conditions écologiques et non le milieu à la technique.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE D.Y., 1977a.- Essai d'approche schématique des phénomènes de compétition au cours de la régénération et son application au problème des adventices dans le système agricole traditionnel.- Multigr. Orstom, 15 p.
- ALEXANDRE D.Y., 1977b.- Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de la Côte-d'Ivoire : *Turraeanthus africana* Pellegr.- Oecol. Plant. 12 (3) : 241-262.
- ALEXANDRE D.Y., 1977c.- Essai de définition morphologique de la plante.- Orstom, Adiopodoumé, 9 p. + 3 pl. h.t.
- ALEXANDRE D.Y., 1978a.- Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, Côte-d'Ivoire.- La Terre et la Vie 32 : 47-72.
- ALEXANDRE D.Y., 1978b.- Observations sur l'écologie de *Trema guineensis* en Basse Côte-d'Ivoire.- Cahiers Orstom, sér. Biol. 13 (3) : 261-266.
- ALEXANDRE D.Y., 1979.- De la régénération naturelle à la sylviculture en forêt tropicale.- Multigr. Orstom Adiopodoumé, 12 p.
- ALEXANDRE D.Y., 1980a.- Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte-d'Ivoire.- La Terre et la Vie 34 : 335-350.
- ALEXANDRE D.Y., 1980b.- Le régime alimentaire des éléphants du centre de la Côte-d'Ivoire.- La Terre et la Vie 34 : 655-657.
- ALEXANDRE D.Y., 1981a.- Le recrû après exploitation forestière dans la région de Taï.- 6e Congrès IUFRO, Salonique-Athènes, 1980, p. 349-366.
- ALEXANDRE D.Y., 1981b.- L'indice foliaire des forêts tropicales : analyse bibliographique.- Oecol. Gener. 2 (4) : 299-312.
- ALEXANDRE D.Y., 1982a.- La dispersion de *Solanum verbascifolium* en Côte-d'Ivoire : rôle des Céphalophes.- Rev. Ecol. 36 : 293-295.
- ALEXANDRE D.Y., 1982b.- Pénétration de la lumière au niveau du sous-bois d'une forêt dense tropicale.- Ann. Sci. For. 39 (4) : 419-438.
- ALEXANDRE D.Y., 1982c.- Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire.- Candollea 37 (2) : 579-588.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE D.Y., 1982d.- Etude de l'éclaircissement du sous-bois d'une forêt dense humide sempervirente (Taï, Côte-d'Ivoire).- *Oecol. Gener.* 3 (4) : 407-447.
- ALEXANDRE D.Y., 1982e.- Croissance et démographie des semis naturels en forêt de Taï.- *Mém. Muséum National d'Histoire Naturelle*, n.s., 132 (1986) : 193-200.
- ALEXANDRE D.Y., 1982f.- Strata in Taï tropical rain forest.- *in* "Tropical rain forest", The Leeds Symposium, p. 15-24.
- ALEXANDRE D.Y., 1983.- Comment poussent les mauvaises herbes.- *Les Quatre Saisons du Jardinage* 21 : 66-68.
- ALEXANDRE D.Y., 1984.- Conversion d'un abattis traditionnel en pâturage sous ombrage.- *Multigr. Orstom, Cayenne*, 6 p.
- ALEXANDRE D.Y., 1986.- L'arbre et le maintien des potentialités agricoles en zone intertropicale humide.- 20 p., à paraître *in* "Le risque en agriculture" M.ELDIN et P.MILLEVILLE eds. ORSTOM Paris.
- ALEXANDRE D.Y., 1988.- Notes sur la conservation et la germination des graines de papayer en conditions naturelles.- *Proposé à Turrialba*.
- ALEXANDRE D.Y., CREMERS G., 1985.- Aperçu sur l'écologie et la végétation de l'île Royale.- *in* "Le Littoral guyanais : fragilité de l'environnement", SEPANRIT ed., p. 77-82.
- ALEXANDRE D.Y., GUILLAUMET J.L., KAHN F, DE NAMUR Ch., 1978.- Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide : conclusions.- *Cahiers Orstom, sér. Biol.* 13 (3) : 267-270.
- AUBREVILLE A., 1947.- Les brousses secondaires en Afrique équatoriale.- *Bois For. Trop.* 2 : 24-35.
- AUBREVILLE A., 1950.- Le concept d'association dans la forêt dense équatoriale de la basse Côte-d'Ivoire.- *Bull. Soc. Bot. fr.* 97 : 145-158.
- AUBREVILLE A., 1958.- A la recherche de la forêt en Côte-d'Ivoire.- *Bois For. Trop.* 57 : 12-27.
- AUBREVILLE A., 1962.- Savanisation tropicale et glaciations quaternaires.- *Adansonia* 2 (1) : 16-84.
- AUBREVILLE A., 1964.- La théorie astronomique de E. A. Bernard sur le balancement de l'équateur calorifique et ses conséquences sur les déplacements de la forêt équatoriale.- *Adansonia* 4 (2) : 216-227.
- AUGSPURGER C.K., 1984.- Light requirements of neotropical tree seedlings : a comparative study of growth and survival.- *J. Ecol.* 72 : 777-795.
- BAHUCHET S., 1986.- Linéaments d'une histoire humaine de la forêt du bassin congolais.- *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.*, sér. A, 132, p. 297-316.

- BAUR G.N., 1964.- L'aménagement de la forêt dense humide.- *Unasylva* 1 (72) : 18-28.
- BAZZAZ F.A., 1984.- Dynamics of wet tropical forests and their strategies. *in* "Physiological ecology of plants of the wet tropics", Medina *et al.* eds, p. 233-243 .- Dr W. Junk publ., The Hagues.
- BELL C.R., 1970.- Seed distribution and germination experiments. *in* "A tropical rain forest : Puerto Rico", H.T. Odum ed., D, p. 177-182.-
- BENOIST R., 1924.- La végétation de la Guyanne française.- *Bull. Soc. Bot. France* 71 : 1169-1177.
- BERTAULT J.G., 1986.- Etude de l'effet d'interventions sylvicoles sur la régénération naturelle au sein d'un périmètre expérimental d'aménagement en forêt dense humide de Côte-d'Ivoire.- Thèse, Nancy, 253 p.
- BOERBOOM J.H.A., WIERSUM K.F., 1983.- Human impact on tropical moist forest. *in* "Man's impact on vegetation", W. Holzner *et al.* eds, p. 83-106.- Dr W. Junk publ., The Hagues.
- BONNIS G., 1980.- Etude des chablis en forêt dense humide sempervirente de Taï (Côte-d'Ivoire).- *Multigr. ORSTOM*, 29 p.
- BRAHMACHARY R.L., 1980.- On the germination of seeds in the dung balls of the African elephant in the Virunga National Park.- *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 34 (1) : 139-142.
- BRENTSKY P.W. *et al.*- *Fragile ecosystems*.- *Science* 179 : 1147.
- BROKAW N.V.L., 1982a.- The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics.- *Biotropica* 14 (2) : 158-160.
- BROKAW N.V.L., 1982b.- Treefalls : frequency, timing and consequences. *in* "The ecology of a neotropical forest seasonal rhythms and long-term changes", E.G. Leigh Jr, *et al.* eds.- Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- BROKAW N.V.L., 1985a.- Gap-phase regeneration in a tropical forest.- *Ecology* 66 (3) : 682-687.
- BROKAW N.V.L., 1985b.- Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. *in* "The ecology of natural disturbance and patch dynamics", S.T.A. Pickett and P.S. White eds, p. 53-69.- Academic Press, New-York.
- BROKAW N.V.L., 1987.- Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest.- *J. Ecol.* 75 : 9-19.
- BUDOWSKI G., 1956.- Tropical savannas, a sequence of forest felling and repeated burnings.- *Turrialba* 6 : 23-33.

BIBLIOGRAPHIE

- BUDOWSKI G., 1961.- Los bosques de los trópicos húmidos de América.- Turrialba 16 (3) : 278-285.
- BUDOWSKI G., 1963.- Forest succession in tropical lowlands.- Turrialba 13 : 42-44.
- BUDOWSKI G., 1965.- Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes.- Turrialba 15 : 40-42.
- BUDOWSKI G., 1970.- The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland forests.- Tropical Ecology 2 : 44-48.
- CASTRO ACUNA R., GUEVARA SADA S., 1976.- Viabilidad de semillas en muestras de suelo almacenado de los Tuxtlas, Veracruz. *in* "Regeneracion de selvas", A. Gomez-Pompa, C. Vazquez-Yanes ed., p. 233-249.
- CHARLES-DOMINIQUE P., COOPER H.M., 1986.- Frugivorie et transport des graines de *Cecropia* par les chauves-souris en Guyane.- Mém. Mus. natn. Hist. nat., sér. A Zool. 132 : 145-157.
- CHEKE A.S., NANAKORN W., YANKOSES C., 1979.- Dormancy and dispersal of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rainforest in Northern Thailand.- Biotropica 11 (2) : 88-95.
- CHEVALIER A., 1948.- Biogéographie et écologie de la forêt dense ombrophile de Côte-d'Ivoire.- Rev. int. Bot. appl. 28 : 101-115.
- CONKLIN H.C., 1957.- Hananoo agriculture.- FAO Forestry Devel. paper n° 12, 109 p.- FAO, Rome.
- CONNEL J.H., 1978.- Diversity in tropical rain forest and coral reefs.- Science 199 : 1302-1310.
- CONNELL J.H., SLATYER R.O., 1977.- Mechanisms of succession in natural communities and their roles in community stability and organization.- Amer. Natur. 111 : 1119-1144.
- CRUIZIAT P., 1966.- Note sur le microclimat de la strate inférieure de la forêt équatoriale comparé à celui d'une clairière.- Biologia Gabonica 2 (4) : 361-402.
- DE ROUW A., ALEXANDRE D.Y., 1985.- Un exemple d'agriculture itinérante : l'essart chez les Oubis de Côte-d'Ivoire.- Les Quatre saisons du jardinage 32 : 37-42.
- DE ROUW A., VAN OERS T., 1987.- Seeds in a tropical forest soil, which is subject to shifting cultivation and traditional weed management, South-West Ivory Coast.- Draft.
- DENSLOW J.S., 1980a.- Gap partitioning among tropical rainforest trees.- Biotropica 12 (2) 47-55.

- DENSLOW J.S., 1980b.- Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes.- *Oecologia* (Berlin) 46 : 18-21.
- DETHIER V.G., 1954.- Evolution of feeding preferences in phytophagous insects.- *Evolution* 8 : 33-54.
- DOBZHANSKY T., 1950.- Evolution in the tropics.- *Amer. Scientist* 38 : 209-221.
- DOYLE T.W., 1981.- The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest : an application of a tropical forest succession model. *in* "Forest succession, concepts and application" D.C. West *et al.* eds.- Springer-Verlag, New-York, Heidelberg.- P. 56-73.
- DRURY W.H., NISBET I.C.T., 1973.- Succession.- *Jl Arnold Arbor. Harv. Univ.* 54 (3) : 331-368.
- DUGERDIL M., 1970.- Recherches sur le contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire. I : Quelques aspects de la végétation et de son évolution en savane préforestière.- *Candollea* 25 (1) : 11-19.
- DUVIARD D., 1979.- Des éléphants qui préservent la forêt équatoriale.- *La Recherche* 10 (99) : 396-397.
- EGLER F.E., 1954.- Vegetation science concepts. I : Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development.- *Vegetatio* 4 : 412-417.
- EMBERGER L., MANGENOT G., MIEGE J., 1950a.- Existence d'associations végétales typiques dans la forêt dense équatoriale. *C. R. Acad. Sci. Paris* 231 : 640-642.
- EMBERGER L., MANGENOT G., MIEGE J., 1950b.- Caractères analytiques et synthétiques des associations de la forêt équatoriale de Côte-d'Ivoire.- *C. R. Acad. Sci. Paris* 231 : 812-814.
- FINEGAN B., 1984.- Forest succession.- *Nature* 312 (5990) : 109-114.
- FINEGAN B., SABOGAL C., 1988.- El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura : un estudio de caso en Costa Rica.- *El Chasqui* 17 : 2-24.
- FINKELSTEIN D., 1982.- Evolution comparée des microclimats en coupe rase, sous recrû naturel et sous forêt primaire sur la parcelle Arbocel.- *Bull. Liaison Ecerex n° 6*, p. 19-32.- ORSTOM, Cayenne.
- FLOYD A.G., 1976.- Effect of burning on regeneration from seeds in wet sclerophyll forest.- *Australian Forestry* 39 (3) : 210-220.
- FOGGIE A., 1960.- Natural regeneration in the humid tropical forest.- *Caribbean For.* 21 : 73-81.

BIBLIOGRAPHIE

- FORESTA H. (de), CHARLES-DOMINIQUE P., ERARD C., PREVOST M.F., 1984.- Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise.- Rev. Ecol. (Terre et Vie) 39 : 369-400.
- FORESTA H. (de), PREVOST M.F., 1986.- Végétation pionnière et graines du sol en forêt guyanaise.- Biotropica 18 : 279-286.
- FORGET P.M., 1988.- Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise.- Th. Paris 6, 232 p.
- FOSTER S.A., JANSON C.H., 1985.- The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants.- Ecology 66 (3) : 773-780.
- FUTUYMA D.J., 1973.- Community structure and stability in constant environments.- Amer. Natur. 107 : 443-446.
- GARWOOD N.C., JANOS D.P., BROKAW N., 1979.- Earthquake-caused landslides : a major disturbance to tropical forests.- Science 205 (4410) : 997-999.
- GODRON M., 1984.- Ecologie de la végétation terrestre.- Masson, Paris, 196 p.
- GOMEZ-POMPA A. *et al*, 1974.- Recovery of tropical ecosystems. *in* "Fragile ecosystems", p. 113-138.- Springer-Verlag, New-York.
- GOMEZ-POMPA A., VAZQUEZ-YANES C., 1974.- Studies on the secondary succession of tropical lowlands : the life cycle of secondary species.- Proc. 1st Int. Cong. Ecol., The Hagues, p. 336-342.
- GOMEZ-POMPA A., VAZQUEZ-YANES C., 1981.- Successional studies of a rain forest in Mexico. *in* "Forest succession, concepts and application" D.C. West *et al.* eds.- Springer-Verlag, New-York, Heidelberg.
- GOMEZ-POMPA A., VAZQUEZ-YANES C., GUEVARA S., 1972.- The tropical rain forest : a nonrenewable resource.- Science 177 : 762-765.
- GRENAND F., HAXAIRE C., 1978.- Monographie d'un abattis Wayampi.- J. Agric. trad. Bot. appl. 14 (4) : 285-310.
- GRIME J.P., 1965.- Shade tolerance in flowering plants.- Nature (London) 208 : 161-163.
- GRIME J.P., 1966.- Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. *in* "Light as an ecological factor", Brainbridge *et al.* eds, p. 187-207.- Blackwell, Oxford.
- GRIME J.P., 1977.- Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory.- Amer. Natur. 111 : 1169-1194.

- GUILLAUMET J.L., 1967.- Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas Cavally (Côte-d'Ivoire).- Mémoires ORSTOM n° 20.- ORSTOM, Paris.
- GUILLAUMET J.L., ADJANOHOUN E., 1971.- La végétation de la Côte-d'Ivoire. *in* "Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire".- Mémoire ORSTOM n° 50, p. 161-268.- ORSTOM, Paris.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B., 1978.- Tropical trees and forests : an architectural analysis.- Springer-Verlag, Berlin, 441 p.
- HARCOMBE P.A., 1977.- The influence of fertilization on some aspects of succession in a humid tropical forest.- *Ecol.* 58 (6) : 1375-1383.
- HARPER J.L., LOVELL P.H., MOORE K.G., 1970.- The shapes and sizes of seeds.- *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1 : 327-356.
- HARTSHORN G.S., 1972.- The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra maculoba*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate.- Ph. D. Dissertation, Univ. Washington, Seattle, 119 p.
- HARTSHORN G.S., 1978.- Tree falls and tropical forest dynamics. *In* "Tropical trees as living systems", P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman eds, p. 617-638.- Cambridge University Press.
- HARTSHORN G.S., 1980.- Neotropical forest dynamics.- *Biotropica* 12 (2) : 23-30.
- HEWETSON C.E., 1956.- A discussion on the "climax" concept in relation to the tropical rain and deciduous forest.- *Emp. For. Rev.* 35 (3) : 274-291.
- HLADIK A., 1970.- Contribution à l'étude biologique d'une Araliaceae d'Amérique tropicale : *Didymopanax morototoni*.- *Adansonia*, Sér. 2, 10 (3) : 383-407.
- HLADIK A., BLANC P., 1987.- Croissance des plantes en sous-bois de forêt dense humide (Makokou, Gabon).- *Rev. Ecol.* 42 : 209-234.
- HOLTHUIJZEN A.M.A., BOERBOOM J.H.A., 1982.- The *Cecropia* seed-bank in the Surinam lowland rainforest.- *Biotropica* 14 (1) : 62-68.
- HOPKINS M.S., GRAHAM A.W., 1983.- The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforest in North Queensland, Australia.- *Biotropica* 12 (2) : 90-99.
- HOPKINS M.S., GRAHAM A.W., 1984.- The role of soil seed banks in regeneration in canopy gaps in Australian tropical lowland rainforest. Preliminary field experiments.- *Malaysian Forester* 47 (2) : 146-158.

BIBLIOGRAPHIE

- HOPKINS M.S., GRAHAM A.W., 1987.- The viability of seeds of rainforest species after experimental soil burial under tropical wet lowland.- *Aust. J. Ecol.* 12 (2) : 97-108.
- HORN H.S., 1974.- The ecology of secondary succession.- *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5 : 25-38.
- HORN H.S., 1981.- Causes of variety in patterns of secondary succession. In "Forest succession", D.C. WEST eds, p. 24-35.- Spinger-Verlag, New-York, Heidelberg.
- HUTCHINSON G.E., 1957.- Concluding remarks.- *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22 : 415-427.
- HUTTEL C., 1975.- Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire. III : Inventaire et structure de la végétation ligneuse.- *Rev. Ecol. appl. (Terre et Vie)* 29 (2) : 178-191.
- HUTTEL C., 1977.- Etude de quelques caractéristiques structurales de la végétation du bassin versant de l'Audrénisrou.- *Multigr. ORSTOM, Adiopodoumé.*
- JANOS D.P., 1983.- Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. in SUTTON *et al.* eds. "Tropical rain forest: ecology and management." Blackwell 498p.
- JANZEN D.H., 1970.- Herbivores and the number of tree species in tropical forests.- *Amer. Nat.* 104 (940) : 501-525.
- JEAN S., 1975.- Les jachères en Afrique tropicale : interprétation technique et foncière.- *Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut d'Ethnologie, Paris*, 168 p.
- JONES E.W., 1945.- The structure and reproduction of the virgin forest of the North temperate zone.- *New Phytol.* 44 : 130-148.
- JONES E.W., 1956.- Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV : The plateau forest of the Okomu forest reserve. Part 2 : The reproduction and history of the forest.- *J. Ecology* 44 : 83-117.
- KAHN F., 1977.- Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide.- *Candollea* 32 (2) : 321-358.
- KAHN F., 1980.- Considérations pour un aménagement des stades de la reconstitution de la forêt tropicale humide (Côte-d'Ivoire). Colloque IUFRO Salonique-Athènes.- p 461-475.
- KAHN F., 1982.- La reconstitution de la forêt tropicale après culture traditionnelle (sud-ouest de la Côte-d'Ivoire).- *Mémoires ORSTOM n° 97*, 150 p.- ORSTOM, Paris.

- KENOYER L.A., 1929.- General and successional ecology of the lower tropical rain forest at Barro Colorado Island, Panama.- *Ecology* 10 (2) : 201-222.
- KNIGHT D.H., 1975a.- A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama.- *Ecol. Monogr.* 45 (3) : 259-284.
- KNIGHT D.H., 1975b.- An analysis of late secondary succession in species-rich tropical forest.- *Ecol. Stud.* 11 : 53-59.
- KRAMER F., 1933.- De natuurlijke verjonging in het Goenoeng-Gedeh complex.- *Tectona* 26 : 156-185.
- LACOSTE J.F., ALEXANDRE D.Y., 1988.- Dynamique et valeur sylvicole du recrû après coupe papetière en forêt guyanaise.- 46th Int. Cong. Americanists, July 4-8, Amsterdam.
- LA MENSBRUGE G. (de), 1966.- La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte-d'Ivoire.- C.T.F.T. n° 26, 389 p.- C.T.F.T., Nogent-sur-Marne.
- LAWSON G.W., ARMSTRONG-MENSAH K.O., HALL J.B., 1970.- A catena in moist semi-deciduous forest near Kade, Ghana.- *J. Ecol.* 58 : 371-398.
- LE BERRE C., BARTHES B., 1988.- Contribution à l'étude du pâturage sous ombrage. -ORSTOM, Cayenne, 56 p.
- LEBRUN J., 1936.- La forêt équatoriale congolaise.- *Bull. agric. Congo belge* 27 (2) : 163-192.
- LEBRUN J., GILBERT G., 1954.- Une classification écologique des forêts du Congo.- *Publ. Inst. Nat. Agro. Congo Belge, Sér. Sc. n° 63*, 89 p.
- LEGAY J.M., 1986.- Quelques réflexions à propos d'écologie : défense de l'indisciplinarité.- *Acta Oecologica, Oecol. gener.* 7 (4) : 391-398.
- LEMEE G. ed., 1975.- Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de Basse Côte-d'Ivoire.- *Rev. Ecol. appl. (Terre et Vie)* 29 : 169-264.
- LEPART J., ESCARRE J., 1983.- La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique.- *Bull. Ecol.* 14 (3) : 133-178.
- LESCURE J.P., 1987.- La reconstitution du couvert végétal après agriculture sur brûlis chez les Wayampi du haut Oyapock (Guyane française).- Thèse Paris 7, 142 p.
- LETOUZEY R., 1968.- Etude phytogéographique du Cameroun.- Lechevalier, Paris, 508 p.

BIBLIOGRAPHIE

- LIEBERMAN D., LIEBERMAN M., MARTIN C., 1987.- Notes on seeds in elephant dung from Bia National Park, Ghana.- *Biotropica* 19 (4) : 365-369.
- LUNDELL C.L., 1938.- Plants probably utilised by the Old Empire Maya of Peten and adjacent lowlands.- *Papers of Mich. Acad. Sci. Arts and Letters* 24 : 37-56.
- MacARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967.- The theory of island biogeography.- Princeton University Press, 203 p.
- MacMAHON J.A., 1981.- Successional processes : comparisons among biomes with special references to probable roles of and influences on animals. *in* "Forest succession", D.C West *et al.* eds, p. 277-304.- Springer-Verlag, New-York, Heidelberg.
- MANDOLI D., BRIGGS W., 1984.- Les fibres optiques dans les plantes.- *Pour la science* n° 84, p. 102-111.
- MANGENOT G., 1955.- Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-d'Ivoire.- IFAN, *Etudes Eburnéennes* IV : 5-81.
- MANGENOT G., 1956.- Les recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale. L'étude de la végétation tropicale.- *Actes du Colloque de Kandy, Unesco*, p. 115-126.
- MARKS P.L., 1974.- The role of pincherry (*Prunus pensylvanica*) in the maintenance of stability in Northern hardwood ecosystems.- *Ecol. Monogr.* 44 : 73-88.
- MARQUIS D.A., 1975.- Seed storage and germination under Northern hardwood forests.- *Can. J. For. Res.* 5 : 478-484.
- MAURY-LECHON *et al.*, 1986.- Dynamiques comparées de la végétation et de la pédofaune dans un recru en zone forestière tropicale (Guyane française). *in* "Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique", 1982, p. 243-256.- *Mém. Mus. natn. Hist. nat., N.S., Sér. A*, 132.
- McINTOSH R.P., 1981.- Succession and ecological theory. *in* "Forest succession: concepts and application", D.C. West *et al.* eds, p. 10-23.- Springer-Verlag.
- MERZ G., 1981.- Recherches sur la biologie de nutrition et les habitats préférés de l'éléphant de forêt, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie, 1900.- *Mammalia* 45 (3) : 300-312.
- MICHON G., 1985.- De l'homme de la forêt au paysan de l'arbre : agroforesteries indonésiennes.- USTL, Montpellier.- Thèse, 273 p.

- MIQUEL S., 1985.- Plantules et premiers stades de croissance des espèces forestières du Gabon : potentialité d'utilisation en agroforesterie.- Thèse Paris 6, 158 p.
- MIQUEL S., HLADIK A., 1984.- Sur le concept d'agroforesterie : exemple d'expériences en cours dans la région de Makokou, Gabon.- Bull. Ecol. 15 (3) : 163-173.
- MITJA D., HLADIK A., 1989.- Aspects de la reconstitution de la végétation dans deux jachères en zone forestière africaine (Makokou, Gabon).- Oecol. Gener. 10 (1) : 75-94.
- MOTTE E., 1980.- Les plantes chez les pygmées Aka et Mozombo de la Lobaye (Centrafrique).- SELAF, A.C.C.T., Paris, 573 p.
- MÜLLVERSTEDT R., 1963.- Recherches sur les causes de l'accroissement de la levée des mauvaises herbes après le désherbage mécanique.- Weed Res. 3 : 298-303.
- NAMUR C. (de), 1978a.- Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide. IV : Etude floristique.- Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13 (3) : 203-210.
- NAMUR C. (de), 1978b.- Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide. V : Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire.- Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13 (3) :
- NG F.S.P., 1978.- Strategies of establishment in Malayan forest trees. *in* "Tropical trees as living systems", P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann eds, p. 129-162.- Cambridge University Press.
- NIERING W.A., GOODWIN B.H., 1974.- Creation of relatively stable shrublands with herbicides : arresting "succession" on rights-of-way and pastureland.- Ecology 55 : 784-795.
- NIERSTRASZ E., ALEXANDRE D.Y., 1982.- Clairières et chablis en forêt naturelle.- Multigr. Orstom Adiopodoumé, 12 p.
- NOBLE I.R., SLATYER R.O., 1980.- The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances.- Vegetatio 43 : 5-22.
- NYE P.H., GREENLAND D.J., 1960.- The soil under shifting cultivation.- Technical Communication n° 51.- Commonwealth Agric. Bureaux, Farnham Royal, U.K.
- NYE P.H., GREENLAND D.J., 1964.- Changes in the soil after clearing tropical forest.- Plant and Soil 21 (1) : 101-110.
- OLDEMAN R.A.A., 1974.- L'architecture de la forêt guyanaise.- Mémoires ORSTOM n° 73.- ORSTOM, Paris.

BIBLIOGRAPHIE

- OLDEMAN R.A.A., 1979.- Quelques aspects quantifiables de l'arborigénèse et de la sylvigénèse.- *Oecol. Plant.* 14 (3) : 289-312.
- OLDEMAN R.A.A., 1981.- The design of ecologically sound agroforests. *in* "Viewpoints on Agroforestry", K.F. Wiersum ed.- Agricultural University, Wageningen.- P. 75-121..
- OLDEMAN R.A.A., 1983.- Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. *in* "Tropical rain forest : ecology and management", S.L. Sutton et al. eds.- Blackwell, Oxford.- P. 139-150.
- OLIVER C.D., 1981.- Forest development in North America following major disturbances.- *For. Ecol. manage.* 3 : 153-168.
- OPLER P.A., BAKER H.G., FRANKIE G.W., 1977.- Recovery of tropical lowland forest ecosystems. *in* "Recovery and restoration of damaged ecosystems", J. Cairns Jr *et al.* eds.- University Press of Virg., Charlottesville VA.
- PAINTER R.H., 1936.- The food of insects and its relation to resistance of plants to insect attack.- *Amer. Natur.* 70 : 547-566.
- PEET R.K., CHRISTENSEN N.L., 1980.- Succession : a population process.- *Vegetatio* 43 : 131-140.
- PIANKA E.R., 1970.- On r and K selection.- *Amer. Natur.* 104 : 592-597.
- PONCY O., 1984.- Graines, germinations et plantules dans le genre *Inga* (Légumineuses, Mimosoïdées). Etude morphologique chez quelques espèces de Guyane française.- *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 120 : 35-42.
- PREVOST M.-F., 1982.- Recrû de trois ans après coupe de type papetier.- *Bulletin Ecérex* n° 3, p. 69-81.- ORSTOM, Cayenne.
- PUTZ F.E., 1983.- Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer tree species on Barro Colorado Island, Panama.- *Ecol.* 64 : 1069-1074.
- PUTZ F.E., APPANAH S., 1987.- Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia.- *Biotropica* 19 (4) : 326-333.
- RABOR D.S., 1981.- The role of wildlife in forest regeneration in Southeast Asia.- *Biotropica* sp. publ. n° 13 : 187-200.
- RICHARDS P.W., 1952.- The tropical rain forest.- Cambridge University Press, 450 p.
- RICHARDS P.W., 1955.- The secondary succession in the tropical rain forest.- *Sci. Prog. Lond.* 43 : 45-57.

- RICHARDS P.W., 1956.- The concept of climax as applied to tropical vegetation.- Actes du Colloque de Kandy, Unesco, p. 207-211.
- RICHARDS P.W., 1973a.- Africa, the "Old man out". In "Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America : a comparative review". Smithsonian Inst. Press, City of Washington.
- RICHARDS P.W., 1973b.- The tropical rain forest.- Scientific American 229 (6) : 58-67.
- RIERA B., 1983.- Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise.- Thèse, Toulouse, 163 p.
- RIERA B., 1985.- Importance des buttes de déracinement dans la régénération forestière en Guyane française.- Rev. Ecol. 40 : 321-329.
- RIERA B., ALEXANDRE D.Y., 1988.- Surface des chablis et "turnover rate" en forêt dense tropicale.- Oecol. Gener. 9 (2) : 211-220.
- ROBERTS E.H. ed., 1972.- Viability of seeds.- Chapman and Hall, London, 448 p.
- ROLLET B., 1969.- La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de la plaine de la Guyane vénézuélienne.- Bois Forêts Tropiques 124 : 19-38.
- ROLLET B., 1983.- La régénération naturelle dans les trouées.- Bois Forêts Tropiques 201 : 3, 202 : 19-34.
- ROSS R., 1954.- Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. III : Secondary succession in the Shasha forest reserve.- J. Ecol. 42 : 259-282.
- RUNKLE J.R., YETTER T.C., 1987.- Treefalls revisited : gap dynamics in the Southern Appalachians.- Ecology 68 (2) : 417-424.
- SASTRE C., 1980.- Fragilité des écosystèmes guyanais : quelques exemples.- Adansonia, Sér. 2, 19 (4) : 435-449.
- SCHNELL R., 1952a.- Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale : les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne.- Mémoire IFAN 18 : 41-236.
- SCHNELL R., 1952b.- Végétation et flore des Monts Nimba.- Vegetatio 3 (6) : 350-406.
- SCHULZ J.P., 1960.- Ecological studies on rain forest in Northern Surinam.- Van Eedenfonds, Amsterdam.- 267 p.
- SHELDON J.C., 1974.- The behaviour of seeds in soil. III : The influence of seed morphology and the behaviour of seedling on the establishment of plants from surface-lying seeds.- J. Ecol. 62 (1) : 47-66.

BIBLIOGRAPHIE

- SIGAUT F., 1985.- Une discipline scientifique à développer : la technologie de l'agriculture. *in* "A travers champs, agronomes et géographes" p. 11-29.- ORSTOM, Paris, 297 p.
- SIOLI H., 1979.- Principles and models as tools for ecosystem-research, with examples from the Amazon basin.- *Biogeographica* 16 : 145-158.
- SMITS W.T.M., OLDEMAN R.A.A., LIMONARD T., 1987.- Mycorrhizae and Dipterocarpaceae in East Kalimantan rain forests.- *WOTRO Yearbook* 1986, The Hague.- P. 67-78.
- SORK V.L., 1987.- Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*.- *Ecology* 68 (5) : 1341-1350.
- SPICHIGER R., 1975.- Contribution à l'étude du contact entre flores sèche et humide sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V Baoulé et de son extension nord-ouest (Côte-d'Ivoire centrale).- Thèse Université de Genève.- Ecole Normale Supérieure, Paris, 261 p.
- STROMGAARD P., 1984.- The immediate effect of burning and ash-fertilization (Zambia).- *Plant and Soil* 80 (3) : 307-320.
- SWAINE M.D., HALL J.B., 1983.- Early succession on cleared forest land in Ghana.- *J. Ecol.* 71 : 601-627.
- SWAINE M.D., WHITMORE T.C., 1988.- On the definition of ecological species groups in tropical rain forests.- *Vegetatio*, sous presse.
- SYMINGTON C.F., 1933.- The study of secondary growth on rain forest sites.- *Malay. Forester* 2 : 107-117.
- TRACEY J.G., 1985.- A note on rainforest regeneration. *in* "Managing the tropical forest", K.R. Shepherd, H.V. Richter eds, p. 243-245.- Canberra ACT Australian National University.
- TREJO PEREZ L., 1976.- Disseminacion de semillas por aves en "Los Tuxtlas", Ver. *in* "Regeneracion de selvas", A. Gomez-Pompa *et al.* eds, p. 447-470.
- UHL C. *et al.*, 1981.- Early plant succession after cutting and burning in the Upper Rio Negro region of the Amazon basin.- *J. Ecol.* 69 : 631-649.
- UHL C. *et al.*, 1982a.- Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing treatments.- *Oikos* 38 : 313-320.
- UHL C. *et al.*, 1982b.- Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the Upper Rio Negro region of the Amazon basin.- *Biotropica* 14 (4) : 249-254.
- UNESCO, 1984.- Recherche et aménagement en milieu forestier tropical humide : le Projet Taï de Côte-d'Ivoire.- Notes techniques du MAB 15, 245 p.

- VAN STEENIS C.G.G.J., 1956.- Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation type : the biological nomad theory. *in* "Study of tropical vegetation", p. 212-215.- Proc. of the Kandy Symposium, Ceylon.- Unesco, Paris.
- VAZQUEZ-YANES C., 1974.- Studies on the germination of seeds of *Ochroma lagopus*.- Turrialba 24 (2) : 176-179.
- VAZQUEZ-YANES C., 1976.- Seed dormancy and germination in secondary vegetation tropical plants : the role of light.- *Comparative Phys. Ecol.* 1 (1) : 30-34.
- VAZQUEZ-YANES C., 1977.- Germination of a pioneer tree (*Trema guineensis*) from Equatorial Africa.- Turrialba 27 (3) : 301-302.
- VAZQUEZ-YANES C., 1980.- Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa.- *Tropical ecology* 21 (1) : 103-112.
- VAZQUEZ-YANES C., 1981.- Germinación de los especies de Tiliaceas arbóreas de la vegetación secundaria tropical : *Belotia campbellii* y *Heliocarpus donell-smithii*.- Turrialba 31 (1) : 81-83.
- VAZQUEZ-YANES C., OROZCO-SEGOVIA A., 1984.- Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world : a review. *in* "Physiological ecology of plants in the wet tropics", E. Medina *et al.* eds, p. 37-50.- Dr W. Junk Publ., The Hagues.
- VOOREN A.P., 1979.- Essai sur la voûte forestière et sa régénération. Analyse structurelle et numérique d'une toposéquence en forêt de Taï, Côte-d'Ivoire.- *Maîtrise*, Université agronomique Wageningen, 89 p.
- WHITE P.S., 1979.- Pattern, process and natural disturbance in vegetation.- *Bot. Rev.* 45 (3) : 229-299.
- WHITMORE T.C., 1974.- Change with time and role of cyclones in T.R.F. on Kolombangara, Solomon Islands.- *Commonw. For. Inst.*, paper n° 46.
- WHITMORE T.C., 1975.- Tropical rain forests of the far East.- Clarendon Press, Oxford, 282 p.
- WHITMORE T.C., 1983.- Secondary succession from seed in tropical rain forests.- *For. Abstr.* 44 (12) : 767-779.
- ZWETSLOOT H., 1981.- Forest succession on a deforested area in Suriname.- Turrialba 31 (4) : 369-379.

TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS	11
INTRODUCTION	13
1. Le cadre scientifique de l'étude	13
2. Notre étude	14
3. Régénération naturelle ? Quelques définitions	15
CHAPITRE I : AUTECOLOGIE DES ESPECES DOMINANTES EN FORET DENSE DEFINITION DE GROUPES STRATEGIQUES	19
I. 1. Dynamique successionnelle en forêt primaire et caractères des espèces sciaphiles	19
I. 2. Dynamique post-culturale	28
I. 3. Trois groupes stratégiques d'espèces forestières structurales dominantes	29
a) Rappels bibliographiques	29
b) Caractères écologiques de 3 espèces exemplaires	30
I. 4. Autres groupes stratégiques	37
CHAPITRE II : LA COMPOSITION FLORISTIQUE INITIALE	41
II. 1. Fermeture du milieu et évolution floristique	42
II. 2. Précocité d'installation et chances de réussite	43
II. 3. Composition floristique initiale et évolution du recrû	47
CHAPITRE III : PERTURBATION ET EXPRESSION DU POTENTIEL	49
III. 1. Le potentiel floristique	50
III. 2. Hiérarchie des formes de potentiels - Règle de primogéniture	51
III. 3. Sélection par la perturbation : un modèle simple de régénération naturelle	51
III. 4. Relation stratégies/potentiels	55

CHAPITRE IV : QUELQUES EXEMPLES D'INTERACTIONS STRATEGIE	59
IV. 1. L'état de surface en chablis	59
IV. 2. Le feu d'usage agricole	62
IV. 3. Un gradient d'anthropisation	64
a) La forêt vierge	64
b) La forêt parcourue par une population de chasseurs-cueilleurs ne créant pas de clairières	65
c) La forêt parcourue par une population itinérante pratiquant la culture de courte durée	65
d) La forêt essartée	66
e) Les brousses dégradées	66
f) Les cultures permanentes	67
CHAPITRE V : QUELQUES POINTS EN QUESTION	69
V. 1. Pluie de graines ou traces du passé ?	69
V. 2. Discontinuité des caractères vitaux en relation avec le gradient de perturbation	74
V. 3. Le retour au climax	76
V. 4. L'ouverture contrôlée : application du modèle	79
CONCLUSION	81
BIBLIOGRAPHIE	85

ORSTOM Editeur
Dépôt légal : novembre 1989.
Microédition - Impression
ORSTOM BONDY

ISSN : 0767-2888
ISBN : 2-7099-0974-X
Editions de l'ORSTOM
70, route d'Aulnay 93143 BONDY Cedex

